А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 60 (1975) № 11

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 51 : 001.8(15)576.16 : 58

Л. И. Малышев

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ: ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, УРОВЕНЬ ВИДОВОГО БОГАТСТВА И РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ УЧАСТКОВ ОБСЛЕДОВАНИЯ

L. I. MALYSHEV. THE QUANTITATIVE ANALYSIS OF FLORA: SPATIAL DIVERSITY, THE LEVEL OF SPECIFIC RICHNESS AND REPRESENTATIVITY OF SAMPLING AREAS

Уровень видового богатства и мера пространственного разнообразия принадлежат к основным количественным характеристикам флоры. О флористической репрезентативности размера участка обследования флоры можно судить по ожидаемому увеличению количества видов растений в случае удвоения площади. Изучены закономерности варьирования количественных характеристик флоры.

Введение

Неправомочность сопоставления количества видов растений во флорах, если они значительно отличаются по размеру площади (Вульф, 1934), или пересчета путем прямого деления количества видов растений на размер территории (Гроссгейм, 1936) уже отметил А. И. Толмачев (1941). К настоящему времени исследователи показали на фактическом материале, что функциональная зависимость количества видов растений во флоре от размера площади (условное название: «виды—площадь») графически выражается восходящей кривой выпуклой линией; следовательно, для пересчета нужно использовать не натуральные значения размера площади, а их логарифмы.

Из предложенных для пересчета простейшим является уравнение типа (Evans и др., 1955; Lebrun, 1960)

$$y_2 = y_1 \frac{\log x_2}{\log x_1}, \tag{1а}$$

где y_1 — фактически найденное количество видов растений на площади размером x_1, y_2 — ожидаемое количество видов для площади x_2. При этом функциональная зависимость количества видов растений y от размера площади x выражается исходным уравнением

$$y = A \log x, \tag{1б}$$

где A — количество видов растений на 10 единицах площади (log 10 равен единице). На единице площади следует ожидать нуль видов, что абсурдно, поэтому предложено вносить при расчете для площадей малого размера произвольную поправку на +1. Но в целом уравнение Евэнза для широкой экстраполяции малопригодно.

Функциональную зависимость «виды—площадь» лучше всего выражает уравнение Аррениуса (Arrhenius, 1920), которое может иметь следующие преобразованные значения

$$y = ax^z, \quad \text{или:} \quad \log y = \log a + z \log x, \tag{2а, 2б}$$

где y — количество видов на площади размером x, тогда как a и z — константы.

Глизон (Gleason, 1922) указывал, что уравнение Аррениуса завышает флористическое богатство при экстраполяции площади в сторону увеличения. Взамен он предложил свое уравнение

$$y = a + b \log x, \tag{3а}$$

где y — количество видов на площади x, тогда как a и b — константы. Однако это уравнение занижает результат при экстраполяции площади в сторону ее уменьшения. В отличие от уравнения Аррениуса оно имеет более частное значение и пригодно для пересчета в случаях, когда флора бедна редкими видами растений (Dony, 1971).

Графически зависимость «виды—площадь» выражается наклонно восходящей прямой линией в случае использования обоюдной логарифмической шкалы для уравнения Аррениуса или полулогарифмической шкалы для уравнения Глизона. В целом количество видов растений (y) зависит от переменной величины (x) и от двух констант: соответственно a и z для уравнения Аррениуса и a и b для уравнения Глизона. Эти константы представляют особый интерес. Имея свой биологический смысл, они позволяют оценить пространственное разнообразие и уровень видового богатства флоры, а также репрезентативность участков ее обследования.

Уместно напомнить, что для выражения зависимости «виды—площадь» все приведенные выше уравнения были предложены первоначально применительно к растительным сообществам. Лишь позднее они были использованы для нужд собственно флористических исследований. Что касается растительных сообществ, то для них к настоящему времени предложено также несколько других уравнений.

Пространственное разнообразие флоры

Константы z из уравнения Аррениуса (экспонента) и b из уравнения Глизона измеряют прирост количества видов растений при увеличении на единицу логарифма площади. Они определяют наклон линии регрессии соответственно на обоюдной логарифмической или полулогарифмической шкале. С учетом этого математического смысла легко понять, что константы z и b выражают, каждая по-своему, градиент роста флористического богатства в зависимости от размера площади. Иначе говоря, они измеряют пространственное разнообразие флоры.

Для определения пространственного разнообразия флоры (z или b) необходимо знать количество видов растений, присущее району в целом (y_2 на площади x_2), и типичной — средней по характеру части этого района (y_1 на площади x_1)

$$z = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1}; \quad b = \frac{y_2 - y_1}{\log x_2 - \log x_1}. \tag{2в, 3б}$$

Равным образом можно определить z или b для флоры разновеликих соседних территорий.

Вместо учета «типичной» части территории более точный результат можно получить по среднему арифметическому значению количества видов растений, когда район исследования разделен на две или несколько равных по площади частей. Но если совокупность образуют несколько неравновеликих по площади частей, то для расчета должен быть употреблен способ наименьших квадратов (его описание содержится в руководствах по биометрии). При этом данные по флоре района в целом должны суммироваться столько раз, сколько составных частей общей территории учитывается вследствие их иерархии.

Для различных материковых флор сосудистых растений и островов земного шара величина z, по данным Уильямса (Williams, 1964), равна в среднем 0.26, а для Франции 0.21. Для графства Хертфордшир она составляет 0.18 и Британских островов в целом — 0.17 (Dony, 1963); по уточненным данным, для Хертфордшира — 0.155 и 0.17, для Британских островов в целом — 0.19, для Котсуолдса — 0.20 (Dony, 1971).

По мнению Престона (Preston, 1962), фактическое значение z колеблется в силу дегрессии от 0.22 до 0.30, при этом для тропиков и пустынь (?!) оно равно 0.25, для умеренной зоны — 0.22. В случае участков флоры значение z часто вдвое меньше, чем для изолированных флор, или изолят, каковыми могут быть островные флоры. В частности, для Галапагосских островов, по старым фактическим данным, оно достигает величины 0.325. Для побережья Калифорнии значение z равно 0.16, а для соседних морских островов — 0.37, но при учете только туземных растений (без заносных) оно возрастает соответственно до 0.20 и 0.395 (Johnson и др., 1968). Для графства Беркшир в Англии (Малышев, 1972) усредненное значение для флоры в целом (0.219) почти не отличалось от вычисленного для комплекса туземных видов (0.214).

На основе анализа как флористических, так и фаунистических данных Макартур и Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) пришли к выводу, что для частей материка и участков внутри островов величина z чаще колеблется от 0.12 до 0.17, а для небольших целых островов она выше и обычно варьирует от 0.20 до 0.27. Повышенное влияние размера территории на флористическое богатство островов авторы объясняют тем, что на малых островах не может существовать ряд видов, которым присуща низкая численность особей в популяции, тогда как на неизолированных участках равновесие поддерживается иммиграцией из соседних территорий.

Мы определили величину z для различных флор земного шара или их частей. Исходные фактические данные о размере площади и присущем ему количестве видов растений, а также библиографические источники, откуда заимствованы эти сведения, нами не приводятся из-за экономии места. Значения z для 404 материковых флор, их частей или флор, принадлежащих крупным островам, изменяются от 0.038 до 0.240 и составляют в среднем 0.150 при коэффициенте вариации 25%. Среднее квадратическое, или стандартное, отклонение равно 0.037, следовательно, чаще всего z варьирует от 0.11 до 0.19, что немного меньше данных Макартура и Уилсона (см. выше). Не исключено также, что среднее значение z в действительности должно быть ниже 0.150, так как части флоры в ряде случаев могут быть меньше изучены, чем флора в целом, с которой они сравниваются для определения частных значений z.

Как видно из таблицы, пространственное разнообразие флоры возрастает при движении от арктической зоны к тропической. На о. Девон в Канадском арктическом архипелаге z равно 0.04, в южной полосе Арктики — 0.08, в таежной зоне — 0.10—0.13, в тропической зоне — 0.20—0.22. В горных странах оно значительно выше, чем на соседних равнинах, например в Хибинских горах, расположенных в Субарктике, достигает 0.15. Зато в пустынях оно понижено до 0.07—0.15. В силу исторических причин высоким пространственным разнообразием отличается флора южной непустынной части Африки, от Родезии до Капской земли (0.22).

Мы учитывали флору сосудистых растений, образованных как туземными, так и заносными растениями, но по возможности исключали данные о микровидах. На примере флоры Средней Европы найдено, что микровиды, как имеющие узкий ареал, повышают пространственное разнообразие флоры, а заносные растения, как это можно было ожидать по аналогии с данными для флоры Калифорнии, наоборот, понижают его. Так, только для туземных растений величина z равна 0.127 против 0.144 в случае учета также заносных растений и микровидов; только для туземных растений, но с учетом микровидов — 0.157, а для туземных и заносных растений без микровидов — 0.111.

В случае некрупных островов величина z варьирует значительно. По нашим данным, для 70 морских островов коэффициент вариации равен 31%, среднее арифметическое значение z равно 0.318, а среднее квадратическое отклонение — 0.100. Следовательно, значение z чаще изменяется от 0.22 до 0.42. Оно выше для мелких островов, чем для крупных, а при равенстве территории выше для расположенных в жаркой

Сводные данные о значениях пространственного разнообразия флоры (z) в различных материковых районах земного шара и на крупных островах
(В колонке n указано количество учтенных флор или их частей, на основе которых определена величина z)

Местонахождение флор	z	n
Европа (зарубежная часть)		
Скандинавия	0.130	16
Британские острова	0.138	22
Средняя и южная материковая полоса (кроме Швейцарии)	0.150	62
Швейцария	0.178	9
Европейская часть СССР		
Арктика	0.084	2
Лесная и степная зоны	0.119	60
Кавказ	0.206	2
Сибирь и советский Дальний Восток		
Субарктическое плато Путорана	0.098	14
Таежная зона	0.102	16
Приморье	0.191	4
Советская Средняя Азия		
Пустынные и среднегорные районы	0.146	10
Высокогорные районы	0.179	4
Передняя Азия—Индия	0.109	9
Юго-восточная Азия	0.212	11
Канада, арктическая часть	0.038	4
США		
Горы Аляски	0.163	2
Основная территория	0.162	65
Высокогорные районы	0.205	4
Латинская Америка	0.189	12
Африка		
Средиземноморские районы	0.167	6
Сахара, Судан, Сенегал	0.075	15
Эфиопия	0.157	2
Экваториальная зона	0.201	33
Южная часть материка	0.224	14
Австралия		
Пустынные районы	0.092	2
Саванновые и лесные районы	0.216	2

зоне, чем в умеренной и особенно холодной. В частности, для мелких островов Эстонии величина z равна 0.43, для островов Греции 0.26, мелких островов Карибского моря 0.335, для расположенных в зоне умеренного климата мелких островов Канады 0.29, для крупных из Японских островов 0.27, островов Гвинейского залива 0.36. Гораздо более низкая величина z определена для Ушканьих островов на оз. Байкал (0.20), но все же она значительно выше, чем свойственная таежной зоне Сибири.

На основе количественного учета видов птиц Вийёмье (Vuilleumier, 1970) установил, что изолированные высокогорные массивы Анд в пределах Венесуэлы, Колумбии и Эквадора сходны с островными биотами и имеют величину z около 0.29. По нашим данным, значение z для высокогорной флоры значительно превосходит свойственное флоре окружающей местности: для высокогорной флоры хребтов Становного нагорья оно равно 0.24, хребтов Восточного Саяна — 0.23.

Важно иметь в виду, что величина z позволяет судить о пространственном разнообразии флоры лишь в случае континуума. При этом делается допущение, что распределение видов растений более или менее приближается к случайному. В случае дискретных разностей, какими являются островные и аналогичные им биомы (но не их части!), величина z, оценивает флористическое различие между ними в целом. Это различие под влиянием фактора изоляции может значительно превосходить пространственное разнообразие флоры внутри сравниваемых биомов.

Наряду с островными и обособленными высокогорными флорами сходными с дискретными являются также выделы флористического районирования. Как отражение этого, оцениваемое величиной z различие между флористическими районами южной части Красноярского края равно 0.27, тогда как пространственное разнообразие флоры на этой территории в целом равно лишь 0.12, а внутри отдельных флористических районов оно еще ниже (0.07). Различие во флоре между ботанико-географическими провинциями Алтая равно 0.39.

Кроме уравнения Аррениуса, для определения флористического различия, оцениваемого экспонентой z, можно использовать каноническое уравнение Престона (Preston, 1962), которое основано на прямом учете количества общих и специфичных таксонов

$$\left(\frac{A}{C}\right)^{1/z}+\left(\frac{B}{C}\right)^{1/z}=1, \quad (4)$$

где A и B — количество видов растений соответственно в двух сравниваемых флорах, C — общее для них количество видов. Расчет можно провести по составленной Престоном таблице (см. также: Старобогатов, 1970). Значения z, определенные по уравнениям Аррениуса и Престона, могут не совпадать. Это объясняется использованием различных исходных данных и несовпадением самой техники расчета.

Большое значение имеет установленная Престоном теоретическим путем критическая, или пороговая, величина z около 0.27 (или 0.265 для флор с количеством видов больше 10 тыс.). При различии выше 0.27 сравниваемые флоры являются изолятами. При меньшем различии, наоборот, они находятся в сбалансированном равновесии друг с другом и могут даже представлять флористический континуум как части единой флоры.

Географические закономерности варьирования величины b, измеряющей пространственное разнообразие по уравнению Глизона, аналогичны выявленным для экспоненты z, но размах варьирования гораздо выше: от нескольких единиц до нескольких тысяч единиц.

Уровень видового богатства флоры

Константа a, которая входит в состав уравнений Аррениуса (2а) и Глизона (3а), обозначает количество видов растений, свойственное единице площади. На графике с обоюдной логарифмической шкалой (для уравнения Аррениуса) и полулогарифмической шкалой (для уравнения Глизона) она соответствует началу линии регрессии на оси ординат. Следовательно, эта величина измеряет удельный уровень флористического богатства. Абсолютная величина константы a зависит не только от особенностей самой флоры, но также от масштаба, принятого для измерения площади. Равным образом уровни флористического богатства двух флор с неодинаковым пространственным разнообразием будут различаться в разной кратности в зависимости от величины стандартной площади. Так, на севере таежной зоны при z, равном 0.10, и в тропиках при z, равном 0.20, на площади 100 км^2 флоры могут отличаться по уровню богатства в 4 раза. Но эти же флоры на площади 100 тыс. км^2 будут отличаться уже в 8 раз.

Для определения уровня флористического богатства путем пересчета по уравнению Аррениуса Кайё (Cailleux, 1953, 1961) в качестве стандартной избрал площадь 10^4 км^2. Присущее ей количество видов растений он назвал ареальным богатством (richesse areale). Для экстраполяции, вероятно, был использован вычисленный Уильямсом (Williams, 1943) усредненный показатель z, который (как показано нами выше) завышен в отношении материковых флор. Конкретные цифры, характеризующие богатство сосудистыми растениями различных флор земного шара, Кайё нанес на топографическую карто-основу, но без какой-либо генерализации данных. Моно (Monod, 1955) в качестве стандартной предлагал использовать 10^4

или даже 10^5 км^2. Лэбрэн (Lebrun, 1960) составил сравнительную карту богатства африканских флор в пересчете по уравнению Евэнза (1а) на площадь 10^4 км^2.

Мы избрали стандартной площадь 10^5 км^2, с учетом того, что для земного шара больше всего фактических данных собрано для территорий близкого размера. В нашем распоряжении имелись данные для 459 флор сосудистых растений с площадью от 10^4 до 10^6 км^2. Из них более многочисленными оказались сведения по флорам Европы, Африки и США. При экстраполяции площади до 10 раз использовали следующие рабочие формулы, выведенные из уравнения Аррениуса:

$$\log y_2 = \log y_1 - z \cdot \text{Mantissa} \log x_1, \quad (3в)$$

где y_1 — фактическое количество видов растений на площади x_1, y_2 — расчетное количество видов для площади при экстраполяции в сторону уменьшения, или

$$\log y_2 = \log y_1 + z\,(1 - \cdot \text{Mantissa} \log x_1) \quad (3г)$$

при экстраполяции площади в сторону увеличения.

При экстраполяции площади в 10 раз средняя ошибка в определении числа видов должна быть кратной антилогарифму стандартного отклонения величины z, которое равно 0.037, что составляет 8.9%. Но фактически среднее увеличение площади кратно пяти, уменьшение кратно двум (т. е. в среднем 50 тыс. и 500 тыс. км^2 экстраполируются до 100 тыс. км^2), поэтому средняя ошибка составит лишь 2.6%. Мы использовали не усредненный для материковых флор и крупных островов показатель z (0.15), а его региональные значения. Поэтому средняя ошибка экстраполяции должна быть меньше 2.6%.

Анализ полученных данных об уровнях богатства флор земного шара может представить тему особого исследования. В целом эти данные наглядно подтверждают известные со времени Декандоля (DeCandolle, 1855) общие закономерности увеличения флористического богатства при движении от полюсов к экватору и локальное его понижение в пустынных областях. Предельный уровень флористического богатства тропиков до сих пор не установлен из-за недостаточной достоверности исходных фактических данных.

Флористическое богатство является одним из частных выражений биологической продуктивности. Поэтому карта флористического богатства (рис. 1) отчасти напоминает карты общей первичной биологической продуктивности земного шара (Лит, 1974), составленные на основе учета ежегодной биомассы. Сходство обусловлено тем, что биомасса, как и флористическое богатство (Малышев, 1969), прежде всего зависит от тех же климатических факторов среды: количества осадков, уровня эвапотранспирации и годовой суммы дней с положительной среднесуточной температурой. Но повышенный уровень флористического богатства Капской земли и Малой Азии, видимо, прежде всего связан с историческими причинами, что должно иметь отражение также в повышенном пространственном разнообразии флоры.[1]

Особое значение имеет анализ уровней флористического богатства на малых площадях. Согласно концепции Толмачева (1931, 1932—1935, 1941, 1970, 1974; Юрцев, 1974), на площади около 100 км^2 (в отдельных случаях до 1000 км^2) исследователь обычно имеет дело с конкретной, или элементарной флорой, а на бóльших площадях — со сборной, или коллективной. В качестве стандартной мы избрали площадь 100 км^2. При условии экстраполяции площади до 10 раз мы могли учесть 198 фактических данных о количествах видов сосудистых растений, обнаруженных в материко-

---

[1] При составлении карты мы стремились использовать данные о количестве видов туземных и спонтанно произрастающих заносных сосудистых растений, но без учета интродуцированных в культуру и микровидов. В ряде случаев не было уверенности в полноте списков. Кроме того, исследователи иногда по-разному понимают объем вида, что затрудняет сопоставление данных о флористическом богатстве.

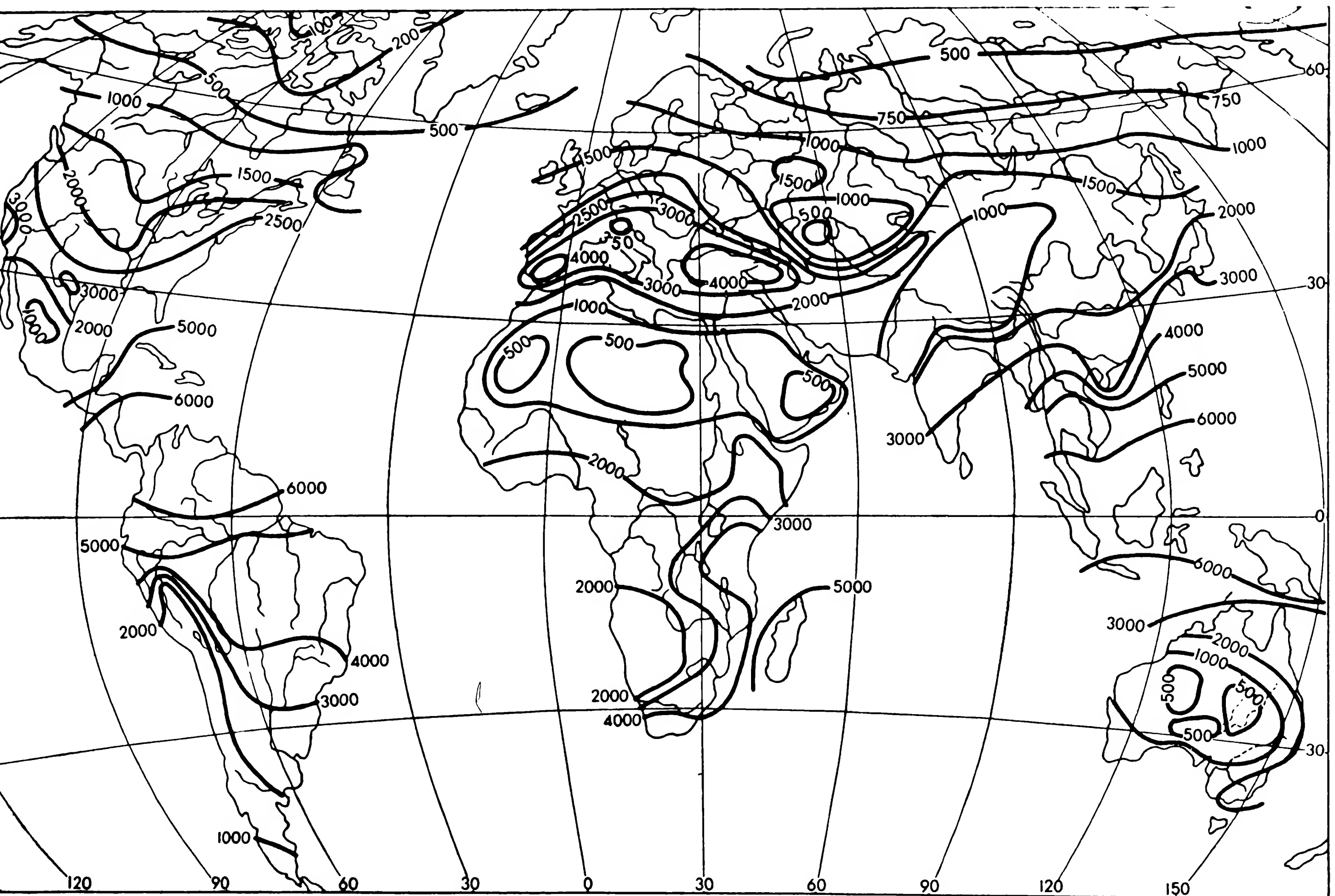


Рис. 1. Генерализованная карта богатства видами сосудистых растений флор земного шара в пересчете на 100 тыс. км².

вых флорах земного шара и в пределах крупных островов на участках от 10 до 1000 км². Как было показано выше, средняя ошибка в прогнозировании количества видов путем пересчета для стандартной площади не превышает 2.6%.

Недостаток исходных фактических данных, кроме относящихся к Европе, не позволил генерализовать на карте уровни флористического богатства для 100 км². Найдено, что в Европе флоры субарктической и южной полосы арктической зоны содержат 200—300 видов на 100 км², в основной части Скандинавии, в северной и средней полосе Британских островов — 300—500 видов, в южной Англии, южной Швеции, Дании и Прибалтике — 500—750, в основной части Европы — 750—1000, но местами, в горных странах (Альпы, Карпаты,), до 1100—1130. В Восточной Европе, в зоне хвойно-широколиственных лесов, встречается около 700—800 видов (в верховье р. Припять 699 и 769, у р. Оки, на широте гор. Москвы, 720), на среднем Урале около 526 (Денежкин Камень), на южном Урале 709 (Ильменский заповедник), но в дельте Волги, с однообразной растительностью из длительно заливаемых травяных болот, лишь 219 видов.

На плато Путорана в субарктической Сибири 100 км² содержат в среднем 288 видов при выраженном лесном поясе и высокогорьях, но лишь около 262 видов в местах с мало выраженным лесным поясом; на Чукотке — 267—285, в предельных случаях 362 вида; на севере таежной зоны близ гор. Игарка — 304, а на юге таежной зоны, в окрестностях Академгородка близ гор. Новосибирска, 463; в бассейне нижнего течения р. Амура — около 500 (460, 502, 541), в горах на юге Восточной Сибири — 663 (Хентэй-Чикойское нагорье), на юге Приморья — 473, 578 и 731; на юге степной зоны Казахстана — 413 видов, в пустынях Средней Азии — 151 (Репетек) и 157 (Бельтау), а в горах — от 496 до 966, тогда как в горах Закавказья — до 1263 видов (Боржоми).

На Японских островах уровень богатства равен лишь 509—583, в отдельном случае 438 видам, но в горах гораздо выше — 920 на г. Ямизо (о. Хонсю). В саванне на севере Индии — 720, на п-ове Декан — 635 (также 356 и 387), в Аравийской пустыне около Адена — 232, зато на Индостанском полуострове и Малаккском архипелаге — 1000—1500 видов. В Новой Зеландии и юго-восточной Австралии — 364, 452 и 512 видов, в Сахаре — 156 видов, в бассейне р. Конго — 596 видов, в Родезии — 644, в Капской земле — 1217 и 1825.

В западном полушарии на 100 км² можно обнаружить на о. Девон в Арктике 102 вида; на восточном побережье Гренландии, на широте около 75°, 152 вида; в горах Аляски (Оготорук-Крик) — 297, на основном протяжении США — 500—750, а в восточных и юго-восточных штатах и в Калифорнии — от 750 до 1000—1100 видов; на Панамском перешейке (о. Барро-Колорадо) — 1814, в районе вечнозеленых лиственных лесов Лагоа-Санта (Бразилия) — 2715 видов.

Можно заключить, что в арктической зоне уровень флористического богатства для 100 км² составляет от нескольких десятков до 200 видов, в субарктической — 200—300, в таежной — 300—500, в зоне листопадных и смешанных лесов и в степной зоне вне высоких горных массивов — 500—750, в субтропической — 750—1000, в тропической — 1000—3000. В пустынях умеренного и жаркого климата уровень богатства составляет лишь 150—160 видов.

Эти данные в основном подтверждают выводы о закономерностях зонального изменения флористического богатства в Арктике и бореальной зоне, к которым пришел Толмачев (1941), без строгого учета различий в площади участков конкретных флор.

Общие закономерности географического изменения флористического богатства для стандартной площади в 100 км² оказались сходными с выявленными для 100 тыс. км². Но полного совпадения трудно ожидать, если учесть, что на малых площадях уровень богатства более или менее приближается к удельному, тогда как на больших в возрастающей мере зависит

от пространственного разнообразия флоры. Так, обращает на себя внимание сравнительно низкий уровень флористического богатства участков в 100 км² в экваториальной Африке, на п-ове Декан, Японских островах и на юго-востоке Австралии. Но именно этим районам, кроме Австралии, свойствен сравнительно высокий уровень богатства для 100 тыс. км². Диспропорция вызвана, видимо, высоким пространственным разнообразием этих флор, что должно быть обусловлено историческими причинами.

В подавляющем большинстве случаев флора небольших, значительно удаленных от побережья островов беднее флоры соседних материковых участков равного размера. Так, на расположенных у экватора островах Гвинейского залива содержится около 303 видов растений (соответственно 288, 307 и 313) в пересчете на 100 км². На близкой широте в бассейне р. Конго уровень флористического богатства выше не менее чем вдвое. Бедность островных флор, видимо, в основном обусловлена их изоляцией. На многих океанических островах изоляция нарушена недавней хозяйственной деятельностью человека. В результате свободные экологические ниши заняты заносными растениями, которые в ряде случаев заполнили флору островов и даже привели к быстрому вымиранию части представителей туземной флоры.

Классическим объектом для выявления количественных закономерностей во флоре островов стал Галапагосский архипелаг, расположенный в 500 км от материка Южной Америки (Darwin, 1889; Hamilton и др., 1963; Dawady, 1964; Johnson и др., 1968). В конечном итоге установлено, что на уровень флористического богатства отдельных островов архипелага влияют площадь каждого острова, максимальная высота, расстояние до ближайшего острова и центра архипелага, а также размер ближайшего острова (Johnson, Raven, 1973). Наиболее подходящим оказалось уравнение множественной криволинейной регрессии, при этом самым значимым фактором был размер площади острова в логарифмическом выражении. Несколько худший результат дало уравнение множественной прямолинейной регрессии; определяющим фактором оказалась высота острова, что не является особо неожиданным, так как размер площади и высота острова коррелятивно связаны и каждый по-своему отражают экологическое разнообразие территории. Различные усложненные критерии, по утверждению авторов (Johnson, Raven, 1973), показали значительное уменьшение уровня флористического богатства при возрастании изоляции. Можно ожидать, что расстояние между островами и от них до материка влияет на занос диаспор путем естественных процессов, тогда как размер островов предопределяет возможность выживания редких видов растений, следовательно, в любом случае сказывается влияние изоляции, суммарно измеряемое посредством величины z.

Географические закономерности в варьировании уровня богатства высокогорных флор достаточно полно не выяснены. Во всяком случае различие в богатстве между высокогорными флорами умеренной и теплой зон представляется небольшим, что связано с зависящей от термического режима динамичностью уровня верхней границы леса. В пересчете на 100 км² высокогорья плато Путорана в субарктической зоне имеют в среднем 172 вида сосудистых растений, в местах с частично выраженной растительностью лесного пояса — 262, Станового нагорья — 247 (р. Светлая) и 212 (р. Котера-Маскит), Сунтар-Хаята на Яно-Индигирском нагорье — 276 (но этот показатель, вероятно, завышен из-за учета флоры не только высокогорий, но и полосы редколесий), Восточных Карпат — 350, Австралии — 157 (Синие горы), Скалистых гор Канады — 393 (национальный парк Саншайн), северо-запада США — 111 (г. Рейньер), Анд близ тропика — 237.

Репрезентативность участков обследования флоры

Учет репрезентативности (представительности) имеет значение при обследовании небольших флористических участков, особенно при использовании метода конкретных флор, когда фактически изучаются эталон-

ные флористические участки, а не флора в целом. Репрезентативность зависит от полноты охвата исследуемым участком комплекса присущих району типов местообитания с их специфичной флорой. Участок обследования должен быть тем более представительным, чем более значительную он охватывает территорию.

При увеличении размера площади обследования не в случайном порядке, а путем последовательного включения отдельных фитоценозов зависимость «виды—площадь» должна выражаться на графике с натуральной шкалой в виде затухающей ступенчатой линии (Шмидт, 1972). Равнодействующая линия (ось) должна быть восходящей кривой выпуклой линией. Верхняя часть этой ступенчатой кривой, где она из-за затухания амплитуды колебания практически выравнивается, соответствует размеру площади удовлетворительной репрезентативности.

Основоположник метода конкретных флор Толмачев (1970 и др.) не считает возможным предложить какой-либо определенный размер площади эталонных участков. По его мнению, практически достаточна (как минимальная величина) площадь около 100 км^2, но в странах с очень неоднородными условиями среды возможно ее увеличение до 1000 км^2. На основе опыта полевых исследований в зоне хвойных лесов Псковской и Новгородской областей Шмидт (1972) пришел к выводу, что ареал-максимум составляет там около 700 км^2, тогда как ареал-минимум не может быть постоянным. Как и Толмачев, он считает, что вопрос о площади конкретной флоры в значительной мере теряет свою остроту, так как для ареала-минимума и ареала-максимума список растений должен быть почти одинаковым. Уместно напомнить, что геон Бешела (1969) по существу равнозначен минимальному размеру конкретной флоры. Строго говоря, вместо ареала-максимума правильнее говорить об ареале-оптимуме, понимая под ним оптимальный для целей практического обследования размер эталонного флористического участка.

Для установления площади выявления флоры предложено учитывать ожидаемый прирост количества видов растений (в кратном выражении или в процентах) в случае увеличения в два раза анализируемой площади (Малышев, 1972). Для конкретного примера флоры графства Беркшир в Англии на линии регрессии «виды—площадь» по уравнению Аррениуса выявлены две точки перелома. В случае удвоения соответствующих им размеров территории ожидается, согласно уравнению Глизона, увеличение флористического списка соответственно в 1.20 и 1.14 раза (или на 20 и 14%). Исходя из этого чисто условно было принято, что минимальная площадь выявления конкретной флоры — это такая, удвоение которой приводит к росту флористического списка на 20%, а оптимальная — на 14%.

В настоящее время мы пришли к выводу о целесообразности руководствоваться в практической работе взамен или наряду с понятиями о минимальной и оптимальной площади выявления флоры сходным, но более гибким представлением о репрезентативности участков обследования флоры. Репрезентативность показывает величину флористического богатства на участке какого-либо размера сравнительно с ожидаемым списком видов растений на вдвое большей площади. Если при удвоении размера участка список видов увеличивается в m раз, то флористическая репрезентативность (R) этого участка может быть определена по формулам

$$R = [1 - (m - 1)] \cdot 100\%, \text{ или: } R = (2 - m) \cdot 100\%. \quad (5а, 5б)$$

Например, если удвоению размера участка соответствует прирост количества видов в 1.20 раза (или на 20%), то его репрезентативность равна 80%.

Исходя из уравнения Аррениуса, репрезентативность можно определить следующим образом

$$m = 2^z; \quad R = (2 - 2^z) \cdot 100\%. \quad (6а, 6б)$$

Следовательно, репрезентативность находится в обратной зависимости от измеряемого величиной z пространственного разнообразия флоры (рис. 2). Однако по уравнению Аррениуса при одном и том же значении z увеличение вдвое размера участка приводит к увеличению списка на одну и ту же величину (в %) независимо от размера исходной площади. Но в применении к какой-либо конкретной флоре величина z не является постоянной и зависит от размера обследуемого участка. Небольшие участки имеют более высокие значения z и флористически менее представительны, чем крупные участки. Лишь при увеличении площади до размера ареала-минимума z приобретает минимальное постоянное значение, параметрическое для конкретной флоры. Все это позволяет по величине z косвенно судить о репрезентативности размера флористического участка.

Отмеченная выше зависимость величины z от размера площади ($\log x$) была обнаружена Уильямсом (Williams, 1964). На основе обобщения многочисленных фактических данных он получил на обоюдной логарифмической шкале сигмовидную линию регрессии. Ее нижняя часть, соответствующая данным для отдельных растительных сообществ, представляет собой сначала весьма круто, а затем более полого восходящую кривую. При большей величине площади, в среднем от одного квадратного километра до размера континента, линия регрессии является наклонно восходящей прямой, что отражает наступившую стабильность значения z. Наконец, при переходе от континентов к флоре земного шара в целом наклон линии регрессии снова увеличивается. Этому соответствует резкое увеличение флористического разнообразия вследствие исторических причин в связи с изоляцией континентов.

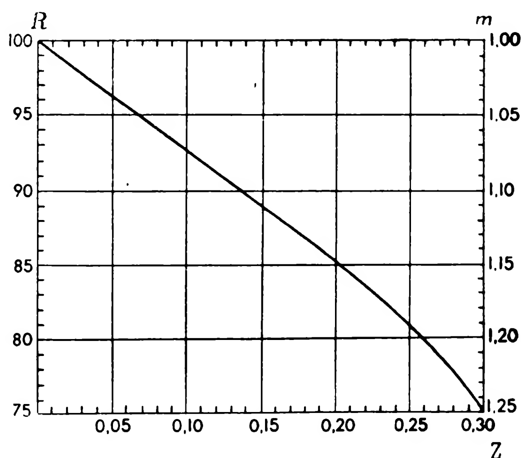


Рис. 2. Графическое выражение зависимости репрезентативности (R) флористических участков от пространственного разнообразия флоры, измеряемого экспонентой z из уравнения Аррениуса.

Величина m показывает в кратком выражении прирост количества видов при удвоении площади обследования.

Можно заключить, что ареал-минимум флоры — это такой минимальный размер участка, который охватывает совокупность свойственных району основных местообитаний и присущих им растительных сообществ. При графическом выражении функциональной зависимости «виды—площадь» на обоюдной логарифмической шкале ареал-минимуму соответствует перелому в направлении линии регрессии от круто восходящего вначале отрезка, соответствующего участкам отдельных растительных сообществ или их неполных мозаичных комплексов, к более пологому и длинному прямому отрезку, соответствующему собственно флористическим выделам. Как отражение этого, отдельным растительным сообществам свойственны более высокие значения z, чем для флоры района в целом. Так, на основной территории США пространственное разнообразие флоры в среднем измеряется величиной z, равной 0.16, тогда как некоторым конкретным фитоценозам свойственны величины 0.30—0.43 в штатах Мичиган, Иллинойс и Миннесота (Kilburn, 1966) или в среднем 0.25 в Северной и Южной Каролине (Monk, 1971). Впрочем, Уильямс (1964) полагает, что для растительных сообществ более пригодно уравнение логарифмического ряда, а не уравнение Аррениуса.

Как отмечено выше (см. также Dony, 1971), в случае флор, бедных редкими видами, линия регрессии на обоюдной логарифмической шкале

может быть не прямой, а выпуклой ломаной (по существу кривой). Так, во флоре графства Беркшир при увеличении участков от 25 до 1000 км^2 для туземных видов величина z уменьшалась через градации 0.28, 0.21 и 0.14, а для флоры в целом — через 0.31, 0.255 и 0.19 (Малышев, 1972). Следовательно, наблюдалось уменьшение экспоненты при приближении к оптимальной площади выявления. Однако наш вывод о том, что площадь в 89 км^2 для туземных растений и в 98 км^2 для флоры в целом — это искомый ареал-минимум, противоречит данным Уильямса (1964), исходя из которых как будто можно заключить, что для флор земного шара ареал-минимум близок к 1 км^2.

Для окончательного суждения о реальных значениях величины ареал-минимума применительно к флоре, а не к отдельным растительным сообществам необходим анализ дополнительных фактических данных, собранных по специальной программе. Во всяком случае анализ экспоненты z из уравнения Аррениуса представляется перспективным для установления реальных значений ареал-минимума.

Уравнение Глизона (3а) как имеющее более частное значение по сравнению с уравнением Аррениуса позволяет установить размер участка (x), удвоение которого приводит к увеличению количества видов в m раз (Малышев, 1972)

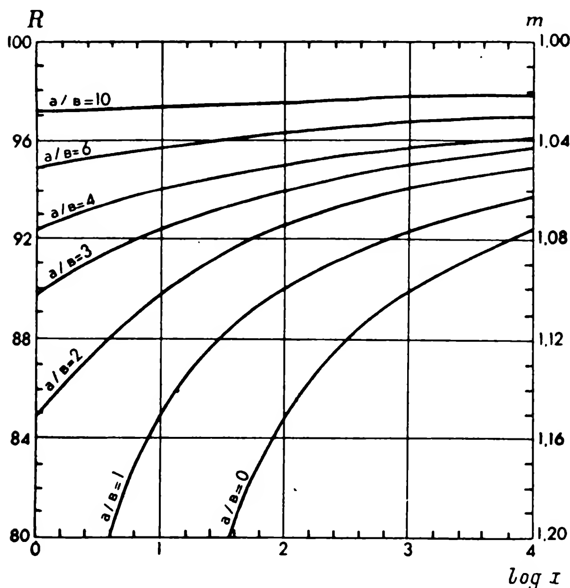


Рис. 3. Графическое выражение зависимости репрезентативности (R) от размера участков обследования (x) при определенных соотношениях между удельным уровнем богатства (a) и вычисленным по уравнению Глизона пространственным разнообразием флоры (b).

Величина m показывает в кратном выражении прирост количества видов при удвоении площади обследования.

$$\log x = \frac{\log 2}{m-1} - \frac{a}{b}, \quad \text{или:} \quad \log x = \frac{\log 2}{m-1} - \frac{c}{b} + 2, \qquad (7а,\ 7б)$$

где a — расчетное количество видов, свойственное единице площади, b — мера пространственного разнообразия флоры по уравнению Глизона, c — количество видов на 100 единицах площади.

В свою очередь на основе уравнений (5а) и (7а) легко определить флористическую репрезентативность (R) участков различного размера (x)

$$m = \frac{0.301}{\log x - \frac{a}{b}} + 1; \quad R = \left(1 - \frac{0.301}{\log x + \frac{a}{b}}\right) \cdot 100\%. \qquad (8а,\ 8б)$$

Следовательно, в случае использования уравнения Глизона флористическая репрезентативность зависит от размера участка и от соотношения между удельным уровнем богатства и пространственным разнообразием флоры. Это соотношение является постоянной, или параметрической величиной для той или иной конкретной флоры.

Судя по фактическим данным, соотношение между величинами a и b чаще всего варьирует от нуля до 10. При этом для богатых и разнообразных флор тропической зоны его значения минимальны, а репрезентативность участков значительно зависит от размера площади (рис. 3). Так,

если соотношение a/b равно единице, репрезентативность участка в 10 км^2 составляет лишь 85%, а участка в 1000 км^2 уже около 92.5%. Наоборот, бореальным и особенно арктическим флорам свойственны высокие значения в соотношении величин a и b. Поэтому репрезентативность там высокая даже для небольших участков и в целом варьирует мало. Например, если a/b равно 10, репрезентативность участков от 1 до 10^4 км^2 изменяется лишь от 97 до 98%.

В известном смысле правы Толмачев (1970 и др.) и Шмидт (1972, 1974), которые полагают, что сопоставляемые по флористическому богатству территории должны быть приблизительно равноценны в ботанико-географическом отношении, разумея равенство флористического ранга, но что равновеликость площади не обязательна. Однако такая точка зрения приложима лишь к арктической зоне и северной полосе таежной зоны с их бедными и однообразными конкретными флорами. Зато в других случаях сравнение уровней флористического богатства без учета площади обследования не может быть признано удовлетворительным.

В заключение выражаю признательность С. Ю. Андрулайтису за помощь в первичной обработке данных по уровням видового богатства отдельных флор.

ЛИТЕРАТУРА

Б е ш е л Р. (1969). Флористические соотношения на островах Неоарктики. Бот. ж., 54, 6 : 872—891. — В у л ь ф Е. В. (1934). Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 1, 2 : 315—368. — Г р о с с г е й м А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Л и т Х. (1974). Моделирование первичной продуктивности Земного шара. Экология, 2 : 13—23. — М а л ы ш е в Л. И. (1969). Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. Бот. ж., 54, 8 : 1137—1147. — М а л ы ш е в Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2 : 182—197. — С т а р о б о г а т о в Я. И. (1970). Фауна моллюсков и географическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Т о л м а ч е в А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований, 1. Понятие о флоре и сравнительной флористике. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1 : 111—124. — Т о л м а ч е в А. И. (1932, 1935). Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1—3. Тр. Полярн. комисс., 8 (1932) : 5—126; 25 (1935) : 5—80. — Т о л м а ч е в А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Т о л м а ч е в А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9 : 71—83. — Т о л м а ч е в А. И. (1974). Введение в географию растений. — Ш м и д т В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ, 3 : 57—66. — Ш м и д т В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7 : 929—940. — Ю р ц е в Б. А. (1974). Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике». Бот. ж., 59, 9 : 1399—1407. — Ю р ц е в Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1. — A r r h e n i u s O. (1920). Distribution of the species over the area. Medd. fran. K. Vetenskapsakad. Nobelinstitut, 4, H. 1, 7 : 1—6. — C a i l l e u x A. (1953, 1961). Biogéographie mondiale. 1 éd. (1953), 2 éd. (1961). — D a r w i n Ch. (1889). A naturalist's voyage. — D a w d y D. R. (1964). Statistical models for predicting numbers of plant species. Science, 146, 3647 : 1074—1075. — D e C a n d o l l e Alphons. (1855). Géographie botanique raisonnée. 1—2. — D o n y J. G. (1963). The expectation of plant records from prescribed areas. Watsonia, 5, 6 : 377—385. — D o n y J. G. (1971). Species-area relationships. A report to the National Environment Research Council (U. K.). — E v a n s F. C., P. J. C l a r k, R. H. B r a n d t. (1955). Estimation of the numbres of species present on a given area. Ecology, 36, 2 : 342—343. — G l e a s o n H. A. (1922). On the relation between species and area. Ecology, 6, 1 : 66—74. — H a m i l t o n T. H., I. R u b i n o f, R. H. B a r t h, G. L. B u s h. (1963). Species abundance: nature regulation of insular variation. Science, 142, 3599 : 1575—1577. — J o h n s o n M. P., L. G. M a s o n, P. H. R a v e n. (1968). Ecological parameters and plant species diversity. Amer. Naturalist, 102, 926 : 297—306. — J o h n s o n M. P., P. H. R a v e n. (1973). Species number and endemism: the Galápagos Archipelago revisited. Science, 179, 4076 : 893—895. — K i l b u r n P. D. (1966). Analysis of the species-area relationship. Ecology, 47, 5 : 831—843. — L e b r u n J. (1960). Sur la richesse de la flore de divers territoires africains. Bull. seances Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, 6, 4 : 669—690. — M a c A r t h u r R. H., E. O. W i l s o n. (1967). The theory of island biogeography. — M o n k C. D. (1971). Species and area relationship in the eastern deciduous forest. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 87, 4 : 227—230. — M o n o d Th. (1955). Sur un cas exceptionnel de richesse aréale. Rec. trav. labor. de bot., géol. et zool., Faculté des sci. de l'Univ. Montpellier, sér. bot., 7 : 63—67. — P r e s t o n F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43, 2 : 185—215;

3 : 410—431. — Vuilleumier F. (1970). Insula biogeography in continental regions, 1. The nothern Andes of South America. Amer. Naturalist, 104, 938 : 373—388. — Williams C. B. (1943). Area and number of species. Nature, 152, 3853 : 264—267. — Williams C. B. (1964). Patterns in the balance of nature.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Иркутск.

Получено 7 II 1975.

SUMMARY

The level of species richness and the degree of spatial diversity belong to the main quantitative characteristics of floras. It is possible to evaluate the floristic representativity of area samples under investigation on the basis of predicted increment of species numbers for areas of double size. The author has studied the variability of quantitative characteristics of the world floras.

УДК 577.73 : 581.15 : 582.26

М. А. Игнатьевская, В. Д. Федоров

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ *COSCINODISCUS GRANII* GOUGH

M. A. IGNATYEVSKAYA, V. D. FYODOROV. AGE CHANGES IN THE STRUCTURE OF POPULATION OF *COSCINODISCUS GRANII* GOUGH

Исследовалась зависимость между временем генерации и размерами клеток в популяции морской диатомовой водоросли *Coscinodiscus granii* в процессе относительно длительного онтогенетического развития при разных условиях освещения. Полученные результаты показали отсутствие прямой зависимости между размерами клеток и временем генерации в процессе онтогенетического развития культуры. Показано влияние условий освещения на характер распределения клеток по размерным классам.

Жизненный цикл диатомовых водорослей складывается из фазы вегетативного роста, сопровождающегося прогрессирующим измельчанием клеток, и фазы ауксоспорообразования, когда размер клеток восстанавливается до изначальной величины, характерной для данного вида. Особенности жизненного цикла диатомовых обусловлены, в частности, тем, что их клетки заключены в панцирь, состоящий из двух разновеликих створок. В процессе деления одна клетка оказывается в более крупной створке, другая — в более мелкой. Это измельчание продолжается до тех пор, пока величина клеток не достигнет возможно наименьшего размера, и тогда клетки либо утрачивают способность к дальнейшему делению, либо погибают, либо образуют ауксоспоры.

В соответствии с вышесказанным в исследовании жизненного цикла диатомей можно наметить два направления работ: первое касается способа возврата культуры к верхнему размерному пределу клеток в результате ауксоспорообразования (Holms, 1967; Луценко и др., 1971, и др.), второе связано с выяснением условий, определяющих особенности измельчания культуры в пределах размеров, типичных для определенного вида (Bruchmayer-Berkenbusch, 1954; Рощин и др., 1973). Проведенное нами исследование тяготеет к работам второго направления. Представляется возможным существование связи между размерами клеток и скоростью репродукционного процесса. В частности, исследования, проведенные на бентических и планктонных формах диатомовых водорослей, показали наличие обратной зависимости между объемом клеток и скоростью их деления (Williams, 1964; Eppley, Sloan, 1966; Финенко, Ланская, 1971 : 49; Федоров и др., 1974, и др.). А поскольку скорость деления клеток в свою очередь является не чем иным, как интегральным выражением скорости биосинтетических реакций, то можно постулировать наличие простых форм зависимости между временем генерации и скоростью продукционного процесса. Однако ранее обнаруженные формы зависимости были установлены при сравнении характеристик, касающихся разных видов водорослей. Вместе с тем следует полагать, что подобного рода связь должна сохраняться и в процессе развития отдельной популяции. К сожалению, сведения по этому вопросу весьма скудны. По имеющимся данным, средние и крупные клетки культуры *Ditylum brightwelli* имели одинаковый темп деления, тогда как у мелких клеток этой же культуры

он был на 35% ниже (Финенко, Ланская, 1971 : 23). Клетки разных размеров в культуре *Coscinodiscus granii* в одинаковых условиях делились примерно с одинаковой скоростью (Рощин, 1972). Эти наблюдения показывают, что в ходе старения культуры происходит снижение удельной эффективности роста.

Мы поставили перед собой задачу проследить, какого рода зависимости связывают такие характеристики, как размер клеток и время генерации в процессе относительно длительного развития популяции диатомовой водоросли *Coscinodiscus granii*. Одновременно мы исследовали влияние условий освещения на эту зависимость.

Объект и методы исследования

В качестве объекта исследования мы использовали одноклеточную морскую диатомовую водоросль *Coscinodiscus granii* Gough, любезно предоставленную нам Н. Г. Кустенко (Карадагское отделение Института биологии южных морей АН УССР). Культура водорослей поддерживалась в чашках Петри в условиях естественного освещения на северном окне на видоизмененной среде Гольдберга (Кабанова, 1961). Перед постановкой опыта культура пересевалась в колбу емкостью 0.5 л и через 7 дней использовалась как инокулят для последующих экспериментов. Опыт предусматривал постановку трех вариантов: 1) развитие культуры при непрерывном освещении 6000 лк и температуре 25° С; 2) развитие культуры при непрерывном освещении 2000 лк и температуре 25° С; 3) развитие культуры при длительности светового дня 8 час. и 16 час. темноты, освещенности 2000 лк и комнатной температуре.

В качестве источника света использовались люминесцентные лампы ЛДС. Все варианты ставились в пяти повторностях, каждая из которых содержала 10 мл культуры с начальной плотностью засева 2 кл/мл, т. е. 20 кл/л в колбах емкостью 50 мл. Как правило, через 7—8 суток культуру пересевали на свежеприготовленную питательную среду при сохранении прежних условий постановки эксперимента. В ходе опыта определялись: 1) диаметр клеток в конце пассажа (через 7—8 дней) у 60—80 особей для построения диаграммы распределения клеток по размерным классам и 2) изменение общей численности для последующего расчета времени генерации.

Диаметр клеток измерялся с помощью линейного окуляр-микрометра на МБС-1 при увеличении 8×4. Время генерации рассчитывалось по общепринятой формуле (Финенко, Ланская, 1971 : 27). Кислотность среды в первом, втором и третьем вариантах на протяжении пассажа сохранялась в интервале 0.03—0.22, 0.05—0.2 и 0.05—0.19 соответственно в течение всего эксперимента. Опыт был начат в октябре 1972 г. и закончен в июле 1973 г.

Результаты

Клетки *Coscinodiscus granii*, отобранные для первоначальной инокуляции среды, имели в среднем диаметр 128 мкм. Через 4 месяца эти клетки в условиях непрерывного освещения 6000 лк и температуре 25° (первый вариант) уменьшились до предельных размеров (диаметр 57 мкм) и оказались неспособными ни к дальнейшему делению, ни к образованию жизнеспособных ауксоспор. График (рис. 1) показывает изменение размеров клеток в течение этого периода; скорость деления клеток в этот период времени показана на рис. 2 (кривая *1*). Сопоставление кривых, относящихся к первому варианту, свидетельствует о том, что в условиях непрерывного освещения в течение всего эксперимента время генерации g оказалось величиной, более или менее постоянной и практически не зависящей от размеров клеток ($g = 1.16$ суток). Близкая закономерность отмечена и для культуры, развивавшейся при температуре 25° и круглосуточном освещении 2000 лк (второй вариант). В этих условиях куль-

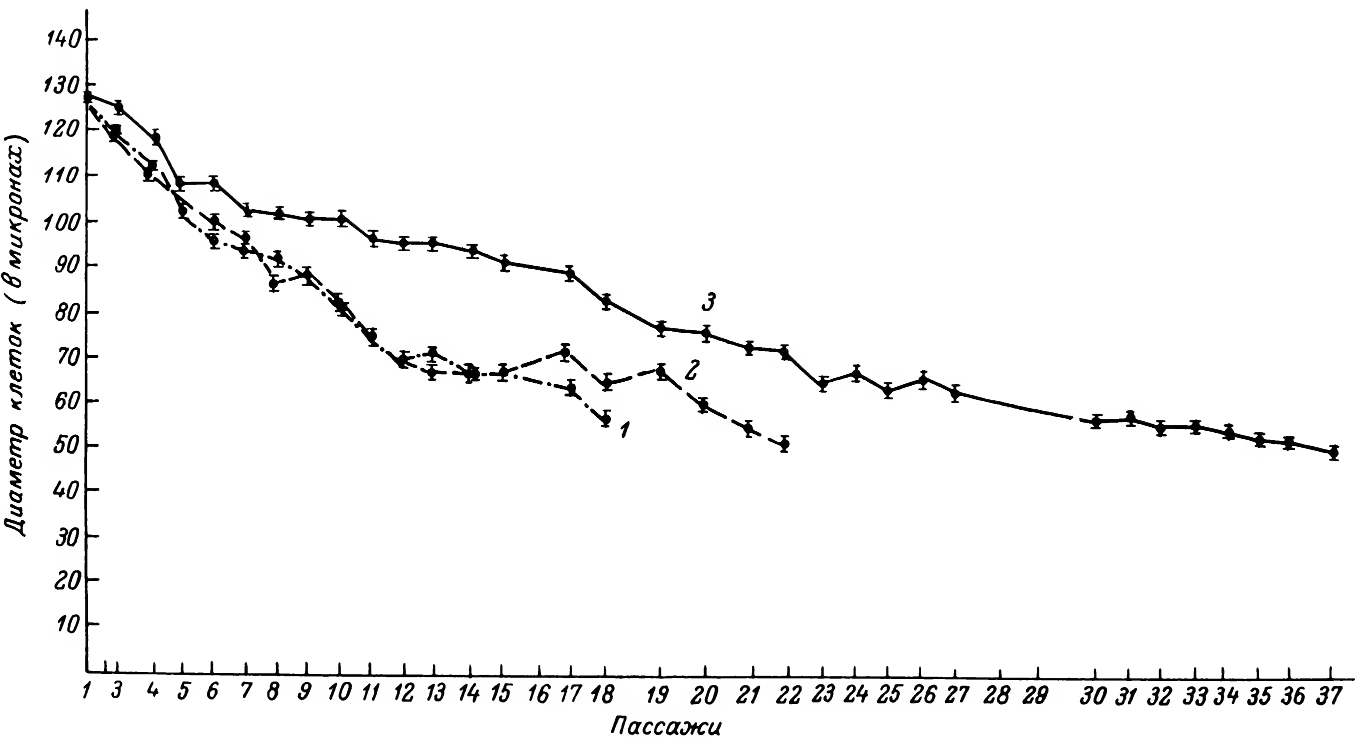


Рис. 1. Изменение диаметра клеток *Coscinodiscus granii* в течение эксперимента в зависимости от условия выращивания.

1 — непрерывное освещение 6000 лк, температура 25°; *2* — непрерывное освещение 2000 лк, температура 25°; *3* — чередование периодов освещения (8 час.) и темноты (16 час.), освещение 2000 лк, комнатная температура.

тура нормально росла и развивалась в течение 5 месяцев и, достигнув в среднем размера клеток 52 мкм, прекратила свое существование, также не дав жизнеспособных ауксоспор.

Условия выращивания в третьем варианте предусматривали чередование периодов освещения (8 час.) и темноты (16 час.) при некотором колебании температуры в пределах комнатной. На рис. 1 и 2 кривые *3* показывают изменение размеров клеток, температуры (кривая *4*) и времени генерации в течение эксперимента. Сравнение этих кривых указывает на несомненное отсутствие простой зависимости между размером клеток и временем генерации, а также на отсутствие (или наличие очень слабой обратной) зависимости между температурой и скоростью деления клеток. По-видимому, колебания температуры не обусловливают наблюдаемых

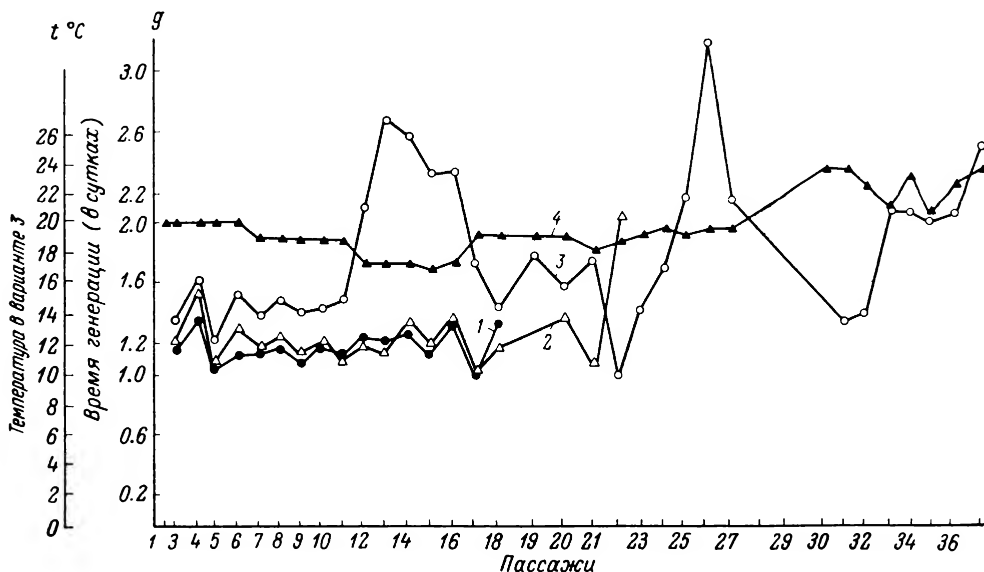


Рис. 2. Динамика скорости деления клеток *Coscinodiscus granii* в течение эксперимента в зависимости от условий выращивания.

1 — непрерывное освещение 6000 лк, температура 25°; *2* — непрерывное освещение 2000 лк, температура 25°; *3* — чередование периодов света (8 часов) и темноты (16 часов), освещение 2000 лк, комнатная температура; *4* — кривая изменений температуры в варианте 3.

колебаний величины g, поэтому следует считать, что наличие пиков замедления репродукционного процесса является отражением внутренних ритмов, присущих онтогенетическому развитию популяции *Coscinodiscus granii*. Действительно, кривая *3*, представляющая динамику скорости деления клеток в третьем варианте, свидетельствует о циклическом характере этого процесса во времени. Как видно по кривой *3* (рис. 2), в течение первых 11 пассажей (что соответствует 63-м суткам) время генерации оставалось величиной, более или менее постоянной, с небольшой тенденцией к возрастанию ($g_{1-11}=1.31$ суток). Начиная с 12-го цикла и по 17-й включительно клетки делились более медленно; в среднем время генерации за этот период равнялось 2.31 суткам. Затем опять наблюдалось незначительное падение кривой в течение 18—21 пассажей, как бы продолжающее тенденцию, проявившуюся в ходе первых 11 пересевов. Второй пик охватывал 23—27-й пассажи. Скорость деления клеток на этом участке кривой в среднем равнялась 2.16 суток, далее она снизилась до 1.38—1.43 суток, т. е. до уровня первых одиннадцати и восемнадцатого пересевов, после чего возникал третий пик со средней величиной времени генерации, равной 2.19 суток.

Таким образом, на протяжении восьми месяцев время генерации в моменты наибольшей скорости деления клеток колебалось в пределах 1.02—1.31 суток, тогда как в моменты замедления клеточного деления —

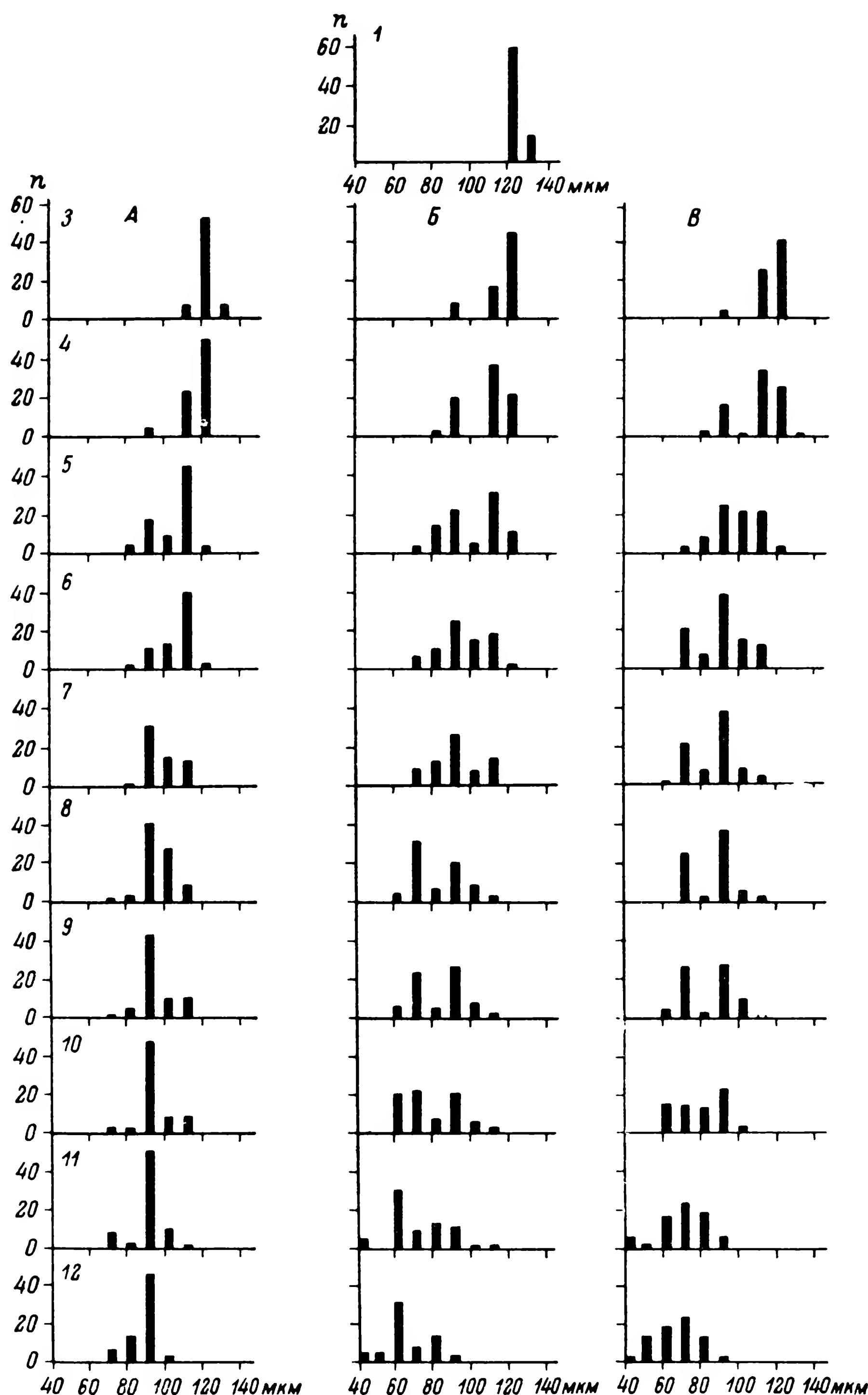


Рис. 3. Диаграмма распределения клеток *Coscinodiscus granii* по размерным классам в зависимости от условий выращивания в процессе онтогенеза.

А — чередование периодов света и темноты, освещенность 2000 лк, комнатная температура; *Б* — непрерывное освещение 2000 лк, температура 25°; *В* — непрерывное освещение 6000 лк, температура 25°. *На оси абсцисс* — диаметр клеток в микронах; *на оси ординат* — число клеток, входящих в размерные группы. Цифры *1—37*, расположенные справа от оси ординат, обозначают номера пассажей.

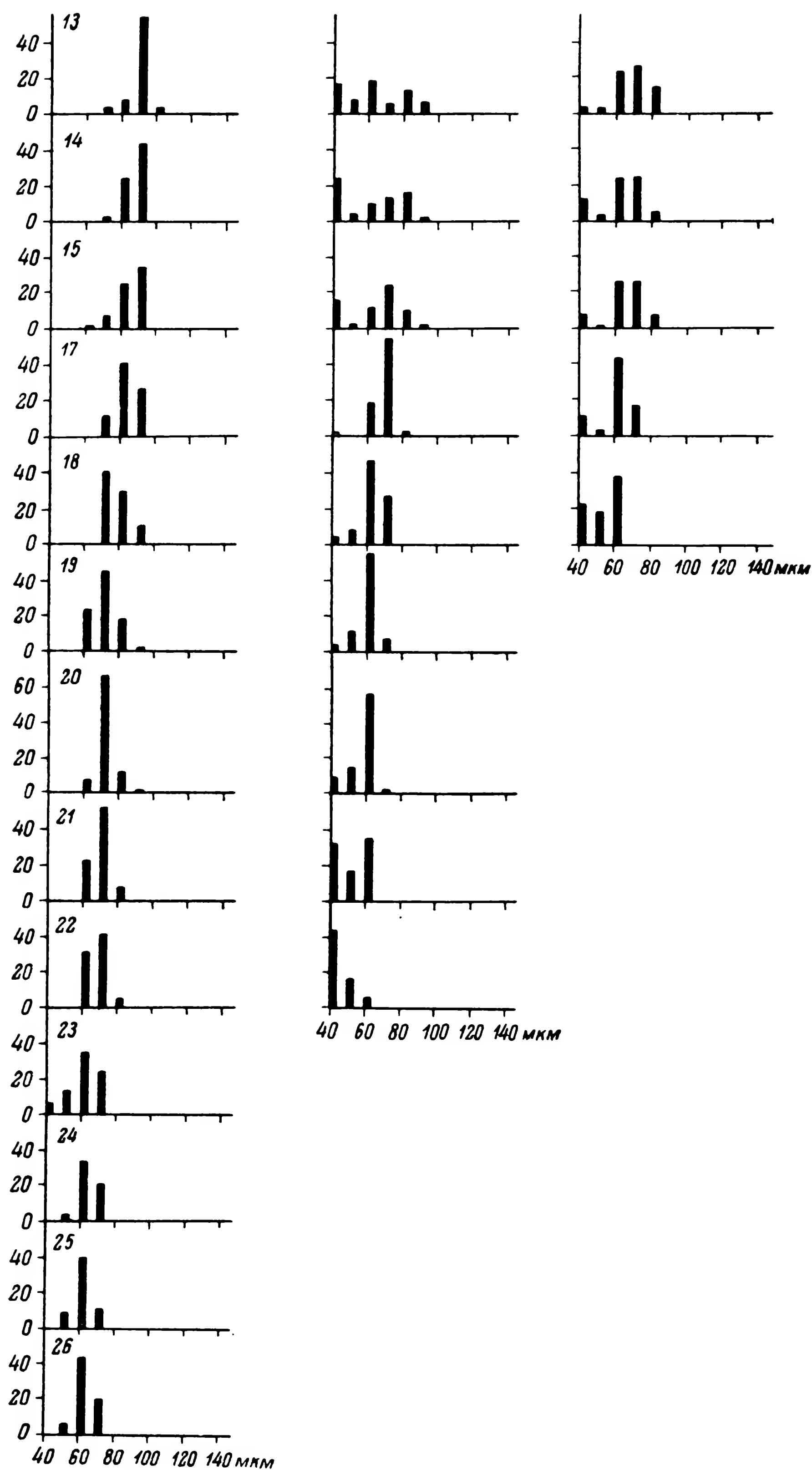


Рис. 3 (*продолжение*).

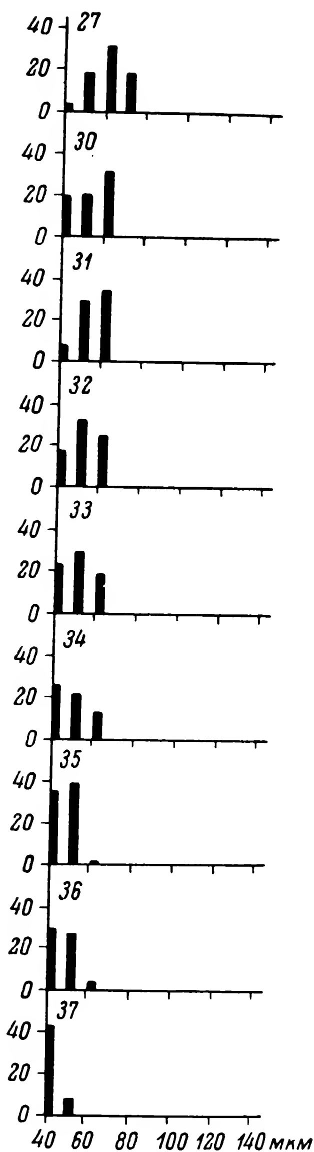


Рис. 3 (*продолжение*).

в пределах 2.16—2.31 суток. Кривая же *3* (рис. 1), характеризующая изменения размеров клеток за это же время, показывает закономерное и довольно плавное уменьшение их диаметра. По-видимому, описанная выше цикличность скорости деления клеток связана не с самим измельчанием их, а с каким-то иным процессом, отображение которого мы наблюдаем при анализе распределения клеток по размерным группам (рис. 3).

Действительно, при анализе диаграмм первого и второго вариантов опыта не удается подметить какие-либо особенности распределения. Можно лишь заметить, что стареющая популяция *Coscinodiscus granii* постоянно сохраняет морфологическую гетерогенность особей, что находит отражение в перегруппировке по классам. Наоборот, третий вариант дает возможность на фоне наблюдаемых размерных перегруппировок выделить периоды морфологической однородности, что, по-видимому, позволяет рассматривать периоды чередования света и темноты как своего рода синхронизирующий деление фактор.

Диаграмма *А* (рис. 3) показывает, что в условиях третьего варианта эксперимента происходит «перемещение» модального класса в сторону более низкого размерного порядка при периодическом повышении однородности культуры, сопровождающейся потерей асимметрии в распределении клеток по размерным классам. Обратимся к диаграмме; как видно из нее, инокулят состоял из двух размерных групп, включающих клетки от 120 до 130 мкм и от 130 до 140 мкм. На протяжении 63 суток (на диаграмме 1—11-й пассажи) происходило перераспределение клеток по размерным классам и культура отличалась гетерогенностью. В 12—13-м пассажах появляется модальный класс, объединяющий клетки с диаметром 90—100 мкм. В то же время на кривой, характеризующей скорость деления клеток (рис. 2), возникает первый пик, свидетельствующий о замедлении процесса деления. Далее, с 14 по 19-й пассажи, идет очередное перераспределение клеток по классам и в 20—21-м появляется новый модальный класс для клеток с диаметром 70—80 мкм. На кривой *3* (рис. 2) это соответствует небольшому возрастанию времени генерации.

Следующая мода возникает в 25—26-м пассажах. Она равна 60—70 мкм и сопровождается появлением второго большого пика на кривой времени генерации. Последняя мода отмечена нами в 37-м пассаже. Она равнялась 40—50 мкм и совпадала по времени с появлением 3-го пика на кривой скорости деления клеток.

О связи скорости деления клеток с перегруппировкой их по размерным классам свидетельствуют также данные, полученные нами в условиях первого и второго вариантов. Как видно из кривых *1* и *2* (рис. 2), скорость деления клеток была более или менее одинаковой на протяжении всего эксперимента. Значительное возрастание величины *g* получено во втором варианте лишь в 22-м пассаже перед гибелью культуры. Распределение клеток по размерным классам тоже шло иначе, чем в третьем варианте. Во втором варианте вплоть до 17-го пассажа, а в первом —

до конца существования культуры наблюдалась сильная гетерогенность в размерах клеток. Относительная гомогенность в этих вариантах возникала только перед гибелью водорослей. По-видимому, в условиях непрерывного освещения происходят десинхронизация процесса деления клеток и нарушение внутренних ритмов, для нормального протекания которых необходимо чередование света и темноты.

Если допустить, что гетерогенность связана с периодом ускорения роста, то возникает вопрос, какие процессы лежат в основе внутренних механизмов, ответственных за цикличность, для «срабатывания» которых необходимо чередование света и темноты?

Следует отметить, что в условиях первого и второго вариантов, включающих круглосуточное освещение и отличающихся друг от друга только интенсивностью освещения, не обнаружено существенных различий в скорости деления клеток (кривые *1* и *2*, рис. 2), а это указывает на то, что порог светового насыщения лежит ниже 2000 лк. Средняя величина времени генерации при выращивании культуры водоросли на свету 6000 лк была 1.16 суток, при выращивании в условиях освещенности 2000 лк— 1.28 суток. Напрашивается вопрос, в силу чего в первом варианте клетки более быстро достигли своей нижней размерной границы? У нас слишком мало данных, чтобы однозначно ответить на этот вопрос, однако ряд сделанных наблюдений позволяет высказать следующую догадку.

Как показали наши наблюдения, появление модальных классов приурочено к образованию ауксоспор. Так, в условиях третьего варианта ауксоспоры появились впервые, когда клетки достигли 90 мкм в диаметре, т. е. при образовании первой моды (12-й пассаж). В 24-м пассаже (преддверии ко второй моде) ауксоспоры составляли 6.1% от общего числа клеток, а при предыдущих и последующих пересевах их было значительно меньше. Наконец, в 34-м пассаже (ступеньке последнего модального класса) ауксоспоры образовались у 45% клеток.

Простые расчеты показывают, что появлению периодической однородности культуры и интенсивному образованию ауксоспор предшествует определенное число делений клеток. Так, до появления первой моды в условиях третьего варианта клетки поделились 46 раз, в интервале между 1-й и 2-й модами — 29 раз и в интервале между 2-й и 3-й модами — 18 раз. По-видимому, по мере старения популяции требуется все меньше времени для протекания процессов, предшествующих образованию ауксоспор.

Таким образом, благодаря полученным результатам можно не ограничиваться простой констатацией факта наличия двух фаз (вегетативного роста и ауксоспорообразования) в жизненном цикле диатомовой водоросли *Coscinodiscus granii*, а нарисовать более подробную картину цикла. Жизненный цикл водоросли *C. granii*, культивируемой в условиях, близких к естественным, представляется нам как ряд следующих друг за другом периодов, ограниченных определенным числом делений клеток. Каждый такой период включает в себя перегруппировку клеток по размерным классам и заканчивается образованием модального класса. При этом скорость деления клеток определяется не их размерами и не такими факторами (в определенных интервалах их значений), как интенсивность света и температура, а внутренними механизмами; для нормального функционирования этих механизмов необходимо чередование света и темноты и они, вероятно, участвуют в подготовке клеток к ауксоспорообразованию.

В пользу выдвинутого предположения свидетельствует приуроченность первого появления ауксоспор и дальнейшего усиленного их образования к возникновению вышеотмеченных мод. Об этом говорит, как нам кажется, также факт образования ауксоспор в условиях первого и второго вариантов только при установлении относительной размерной гомогенности (перед гибелью культуры). И хотя клетки водорослей в этих вариантах значительно быстрее приходят к своей нижней размерной гра-

нице, чем в третьем варианте, им нужно пройти через большее число делений, чтобы образовать первые ауксоспоры.

Среди внутренних механизмов, определяющих величину *g*, очевидно, важную роль играют механизмы, ответственные за процессы роста клеток и процессы образования кремниевых створок. Под ростом в данном случае мы понимаем изменения объема клеток прежде всего за счет изменения их высоты перед клеточным делением, поэтому очевидна прямая связь между скоростью этого процесса и скоростью клеточного деления. Более заслуживающим внимания представляется процесс воспроизведения кремниевого скелета. Нам кажется, что этот процесс оказывает влияние не только на величину *g*, но и непосредственно на изменение размера клетки, и в частности ее диаметра. Возможно, что путем создания вновь

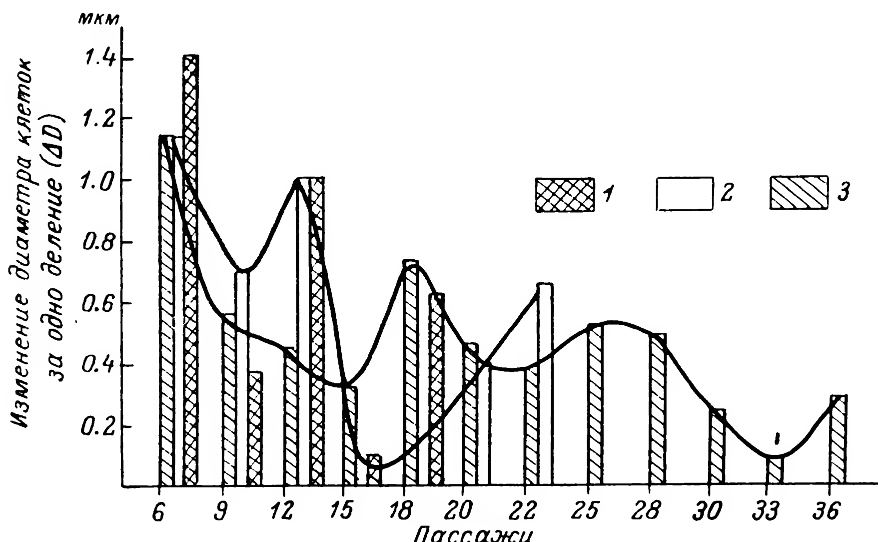


Рис. 4. Диаграмма изменения диаметра клеток *Coscinodiscus granii* за одно деление (ΔD) в зависимости от условий выращивания.

1 — непрерывное освещение 6000 лк, температура 25°; 2 — непрерывное освещение 2000 лк, температура 25°; 3 — чередование периодов света (8 час.) и темноты (16 час.), освещение 2000 лк, комнатная температура.

образуемых створок различной толщины на разных этапах развития клеток *Coscinodiscus granii* осуществляется регуляция размеров клеток этой культуры в зависимости от условий выращивания.

Действительно, как показывают наши данные, представленные на рис. 4, величина $\Delta D \neq \text{const}$ на протяжении онтогенеза *Coscinodiscus granii*. На диаграмме отчетливо прослеживается тенденция к общему снижению значения ΔD по мере старения культуры в условиях третьего варианта при волнообразном характере процесса. Подобная тенденция отмечается также и в первом и втором вариантах. Но в последних вариантах наблюдается более сильное изменение диаметра клеток по сравнению с третьим вариантом, особенно на первых этапах. Возможно, что именно за счет этих более сильных изменений ΔD клетки и достигают быстрее своей нижней размерной границы. Более сильные сдвиги в размерах клеток в условиях непрерывного освещения, как нам кажется, можно объяснить нарушением механизма, обеспечивающего воспроизведение кремниевого скелета новообразующихся клеток.

Выводы

1. Время генерации у *Coscinodiscus granii* не зависит от размеров клеток в процессе онтогенетического развития культуры.

2. Отмеченная в условиях чередования света и темноты цикличность скорости деления клеток вызвана, по-видимому, естественной синхрони-

зацией процесса деления, которая проявилась в перераспределении клеток по размерным классам и появлении периодической однородности в определенных промежутках времени. Для осуществления этой синхронизации необходим нормальный фотопериод.

3. Появление ауксоспор и их последующее интенсивное образование при выращивании в условиях чередования света и темноты (третий вариант) приурочены к началу возникновения модальных классов.

4. Непрерывное освещение вызывает десинхронизацию процесса деления, и культура на протяжении почти всего эксперимента в этих условиях гетерогенна.

5. В условиях непрерывного освещения не наблюдалось существенных различий в скорости деления клеток, росших при освещенности 2000 и 6000 лк.

ЛИТЕРАТУРА

Кабанова Ю. Г. (1961). О культивировании в лабораторных условиях морских планктонных диатомовых и перидиниевых водорослей. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 47 : 203—216. — Луценко М. О., В. М. Лекамцева, О. М. Рощин. (1971). Збільшення клітінс *Coscinodiscus granii* Gough за різних умов освітлення. Укр. бот. ж., 28, 6 : 759—761. — Рощин А. М. (1972). Влияние условий освещения на образование ауксоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough. Физиол. раст., 19, 1 : 180—185. — Рощин А. М., В. Н. Лекамцева, Н. А. Луценко. (1973). О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 3 : 75—79. — Федоров В. Д., Т. А. Дауда, Т. И. Кольцова. (1974). О связи между временем генерации и биомассой фитопланктонных организмов. Ж. биол. науки, 5 : 128—136. — Финенко З. З., Л. А. Ланская. (1971). Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды. В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. — Bruchmayer-Berkenbusch H. (1954). Die Beeinflussig der Auxosporenbildung von *Melosira nummuloides* durch Ausenfaktoren. Arch. Protistenkunde, 100, 2 : 183—211. — Eppley R. W., R. R. Sloan. (1966). Growth rates of marine phytoplankton: correlation with light absorption by cell chlorophyll «a». J. Physiol. Plantarum, 19, 1 : 47—59. — Holms R. W. (1967). Auxospore formation in two marine clones of the diatom genus *Coscino discus*. Amer. J. Bot., 54, 2 : 163—168. — Williams R. (1964). Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. Ecology, 45, 4 : 877—880.

Московский государственный университет.

Получено 26 XII 1973.

SUMMARY

The connection between the terms of generation and the sizes of cells in a population of sea diatomous alga *Coscinodiscus granii* has been studied during the process of relatively longterm ontogenetic development and in different conditions of illumination.

The data obtained have shown the absence of a direct dependence of cell size on the term of generation in the process of ontogenetic development of the culture. The influence of illumination conditions on the mode of distribution of cells among classes of sizes has been shown.

УДК 581.8 : 581.46 : 582.635.1 : 576.1

В. В. Черник

РАСПОЛОЖЕНИЕ И РЕДУКЦИЯ ЧАСТЕЙ ОКОЛОЦВЕТНИКА И АНДРОЦЕЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *ULMACEAE* MIRBEL И *CELTIDACEAE* LINK[1]

V. V. CHERNIK. ARRANGEMENT AND REDUCTION OF PERIANTH AND ANDROECIUM PARTS IN REPRESENTATIVES OF *ULMACEAE* MIRBEL AND *CELTIDACEAE* LINK

Рассматривается расположение частей цветка и их редукция у представителей трех родов *Ulmaceae* и четырех родов *Celtidaceae*. Проводящие пучки аппендикулярных органов у всех исследованных видов в месте отхождения от стели цветка располагаются циклически, это говорит о круговом расположении частей цветка на цветоложе. Сохранились проводящие пучки абортивного венчика в цветках *Ulmus*; у *Hemiptelea davidii* эти пучки образуют отчетливый круг и чередуются с проводящими пучками чашечки. Для *Zelkova carpinifolia* характерно наличие редуцированных пучков абортивного венчика. В порядке обособления тычинок от цветочной трубки *Ulmus* можно проследить признаки спирали (вторичного происхождения). У представителей *Celtidaceae* (*Celtis*, *Trema*, *Parasponia*) процессы редукции проводящей системы покровов цветка, андроцея и гинецея продвинулись гораздо дальше, чем в *Ulmaceae*. Цветки их имеют обычно фиксированное число частей. Цикличность свойственна цветкам рода *Ampelocera*, занимающего обособленное положение в *Celtidaceae*. Данные по строению цветка и анатомии его проводящей системы говорят о более высокой эволюционной подвинутости представителей *Celtidaceae* по сравнению с представителями *Ulmaceae*, сохранившими ряд примитивных черт.

В настоящее время распространено мнение, что семейство *Ulmaceae* s. l. характеризуется значительным разнообразием строения репродуктивных органов и что примитивность строения цветка является вторичной (Bechtel, 1921; Eckardt, 1937; Тахтаджян, 1966; Грудзинская, 1967, 1968). Бехтель (Bechtel, 1921) в своей обстоятельной работе анализирует анатомию цветка некоторых представителей порядка *Urticales* и показывает ошибочность мнения более ранних исследователей, рассматривавших *Urticales* как «естественный примитивный порядок».

Бехтель отмечает, что многие черты в строении цветков представителей *Urticales*, которые считались примитивными, в действительности обусловлены процессами редукции и слияния частей цветка и целых кругов его. На примере *Ulmus* это положение подтверждает и Имс (Eames, 1929). В то же время Бехтель предостерегает против помещения представителей *Urticales* на слишком высокое место в системе, и одним из обоснований для такого предостережения является для него «non cyclic condition» в строении цветков (Bechtel, 1921: 402, 403, 405). К такому же мнению, по-видимому, склоняется и Типпо (Tippo, 1938). К противоположной точке зрения о круговом расположении частей цветка пришел А. Л. Тахтаджян (1966); он считает, что у представителей сем. *Ulmaceae* s. l. тычинки расположены в два круга, а чашелистики теоретически относятся также к двум кругам.

Со времени публикации данных Бехтеля прошло более полувека, и за это время не было специальных работ, касающихся анатомического

[1] Работа выполнена в Лаборатории систематики и географии высших растений и в Лаборатории анатомии и морфологии Ботанического института АН СССР. И. А. Грудзинской и Г. А. Комар автор выражает благодарность за большую помощь.

строения покровов и андроцея цветка *Ulmaceae* s. l. Бехтель рассмотрел только два рода — *Ulmus* L. (5 видов) и *Celtis* L. (1 вид). К тому же он проводил исследования североамериканских видов и двух европейских видов, произрастающих в культуре в Северной Америке. Поэтому очень интересно рассмотреть строение цветка *Ulmaceae* на примере видов, произрастающих в естественных условиях в Евразии. Эти исследования особенно важны в настоящее время в связи с неясностью таксономического положения ряда родов (*Hemiptelea* Planch., *Zelkova* Spach, *Ampelocera* Klotzsch), объема семейства в целом и признанием *Celtidoideae* самостоятельным семейством *Celtidaceae* Link (Грудзинская, 1967).

Материал и методика исследования

Изучены представители трех родов *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*) и четырех родов *Celtidaceae* (*Celtis* L., *Trema* Lour., *Parasponia* Miq., *Ampelocera*). Для сравнения наших результатов с литературными данными объекты были взяты в той же фенофазе (фазе цветения), в какой их изучал Бехтель. Материал по родам *Ulmus*, *Celtis*, *Trema* (*T. lamarckina* (Roem. et Schult.) Blume) и *Ampelocera* был собран в пределах их естественного ареала. Сведения, касающиеся сбора фиксированного материала, приведены в таблице.

Время и место сбора фиксированного материала*

Вид	Время сбора	Место сбора
Ulmus glabra Huds.	Май 1972—1974	Ботанический институт АН СССР, Ленинград
U. laevis Pall.	То же	Там же
Hemiptelea davidii (Hance) Planch.	Апрель, май 1973—1974	Ботанический сад АН Грузинской ССР, Тбилиси; Сухумский ботанический сад АН Грузинской ССР
Zelkova carpinifolia (Pall.) C. Koch	Май 1974	Ботанический сад АН Грузинской ССР, Тбилиси
Celtis caucasica Willd.	Апрель 1974	Склоны предгорий Зангезурского хребта близ сел. Легваз, Мегринского района Армянской ССР
C. glabrata Stev.	То же	Там же
Trema lamarckiana (Roem. et Schult.) Blume	Февраль 1973	Провинция Орьенте, Куба
T. orientalis (L.) Blume	Апрель, май 1973—1974	Оранжереи Главного Ботанического сада АН СССР, Москва
Ampelocera cubensis Griseb.	Февраль 1973	Провинция Пинар-дель-Рио, Сороа, Куба

* Материал из Республики Куба был собран И. А. Грудзинской во время экспедиции 1973 г.

Цветки *Parasponia* были взяты с гербарного экземпляра («*P. andersonii* (Planch.) Planch. Plants of Fiji. Viti Levu: Mba: Northern portion of Mt. Evans Range between Mt. Vatuyanitu and Mt. Natondra; alt. 700—900 m. Crest thickets. May 9—12, 1947. n° 4299. A. C. Smith») LE. До фиксации они предварительно разваривались в воде в течение 20 мин.

Все исследования были проведены на постоянных сериальных анатомических препаратах, приготовленных по общепринятой цитологической методике. Материал фиксировался в «формоло-уксусном» растворе (использовались две модификации, отличающиеся по процентному содержанию их компонентов). Окраска продольных и поперечных срезов проводилась в основном по методике Е. С. Аксенова (1967). Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-4, а микрофотографии — с помощью микроскопа МБИ-11 и микрофотонасадки к микроскопу «Nf».

Приняты следующие обозначения проводящих пучков рассматриваемых частей цветка: *p* — проводящие пучки долей околоцветника, *s* —

проводящие пучки тычинок, x — проводящие пучки редуцированных частей околоцветника, g — редуцированные пучки абортивных частей околоцветника, d — редуцированные пучки абортивных тычинок.

Результаты исследования и их обсуждение

Ulmus L.

При исследовании цветков представителей рода *Ulmus* основное внимание мы обращали на строение проводящей системы. Мы не будем подробно описывать морфологическое строение цветков, поскольку эти сведения, как и данные о непостоянстве числа, формы и размеров частей околоцветника и андроцея, довольно детально изложены Бехтелем (1921) на примере исследованных им видов — *Ulmus americana* L., *U. rubra* Michx. (= *U. fulva* Michx.), *U. racemosa* Thomas, *U. campestris* L., *U. glabra* Huds. (= *U. scabra* Mill.). Отметим только, что число долей околоцветника у изученного нами *U. glabra* колеблется от 5 до 7, а у *U. laevis* (викарный американскому *U. americana*) — от 5 до 9.

При исследовании рода *Ulmus* основное внимание было уделено *U. glabra*, поскольку цветки этого вида оказались более удобными для изучения проводящей системы. Цветки *U. laevis* (вида, который по многим анатомо-морфологическим признакам цветков очень близок к *U. americana* — основному объекту исследования Бехтеля) зигоморфны и часто очень сильно искривлены. Это в значительной степени осложняет исследование и может привести к ошибочному истолкованию результатов, о чем более подробно сказано ниже.

Ulmus glabra **Huds.** Проводящая система цветоножки и основания цветка этого вида имеет форму более или менее замкнутого цилиндра, распадающегося в верхней части на шесть основных участков (рассматривается цветок, имеющий 6 лопастей околоцветника и 6 тычинок), между которыми разбросаны отдельные сосуды и небольшие группы их (табл. I, *1*, отмечены стрелками; см. вклейку). На расстоянии 0.8—1.8 мм от перетяжки, разделяющей цветоножку и основание цветка, первая группа пучков, направляющаяся к периферическим частям цветка, отходит от стели (табл. I, *2*, p_1—p_6). В шестичленном цветке иногда два пучка из этой группы могут быть соединены у основания (табл. I, *2*, p_4, p_5). В цветках с большим числом основных частей (лопастей околоцветника и тычинок) можно найти большее количество соединенных у основания проводящих пучков, принадлежащих этой группе. Длина участка продольной оси цветка, в пределах которого отходят отмеченные пучки, очень незначительна, хотя также может варьировать, и составляет 90—100, а иногда и 60—80 мкм.[2] Эти пучки принадлежат чашечке и образуют круг. Несколько выше этого круга еще 6 пучков отходят от проводящей системы основания цветка в том же направлении. Вновь отчленившиеся пучки противостоят первым шести и формируют проводящую систему андроцея (табл. I, *3*, s_1—s_6). Эти пучки отходят так же почти на одном уровне, как и пучки чашечки. Зона начальных стадий отклонения отмеченных пучков андроцея от их первоначального вертикального хода укладывается приблизительно в 80 мкм по длине оси цветка.

Для *Ulmus* характерно срастание покровов цветка и оснований нитей микроспорофиллов, в результате чего возникает аппендикулярная цветочная трубка. Однако, несмотря на срастание тканей, на значительном про-

---

[2] На рисунках и таблицах, помимо порядкового номера иллюстрации, в круглых скобках приводится порядковый номер среза, соответствующий данной иллюстрации. Начало отсчета серии срезов отмечается в подписях к таблицам (словесно или стрелкой); там же указана толщина срезов. Это дает возможность наглядно и точно представить размеры рассматриваемых участков цветка, сопоставить приводимые иллюстрации друг с другом. Если порядковый номер среза приведен в квадратных скобках, это значит, что срез сделан на другом цветке, но соответствует данному номеру среза основной серии.

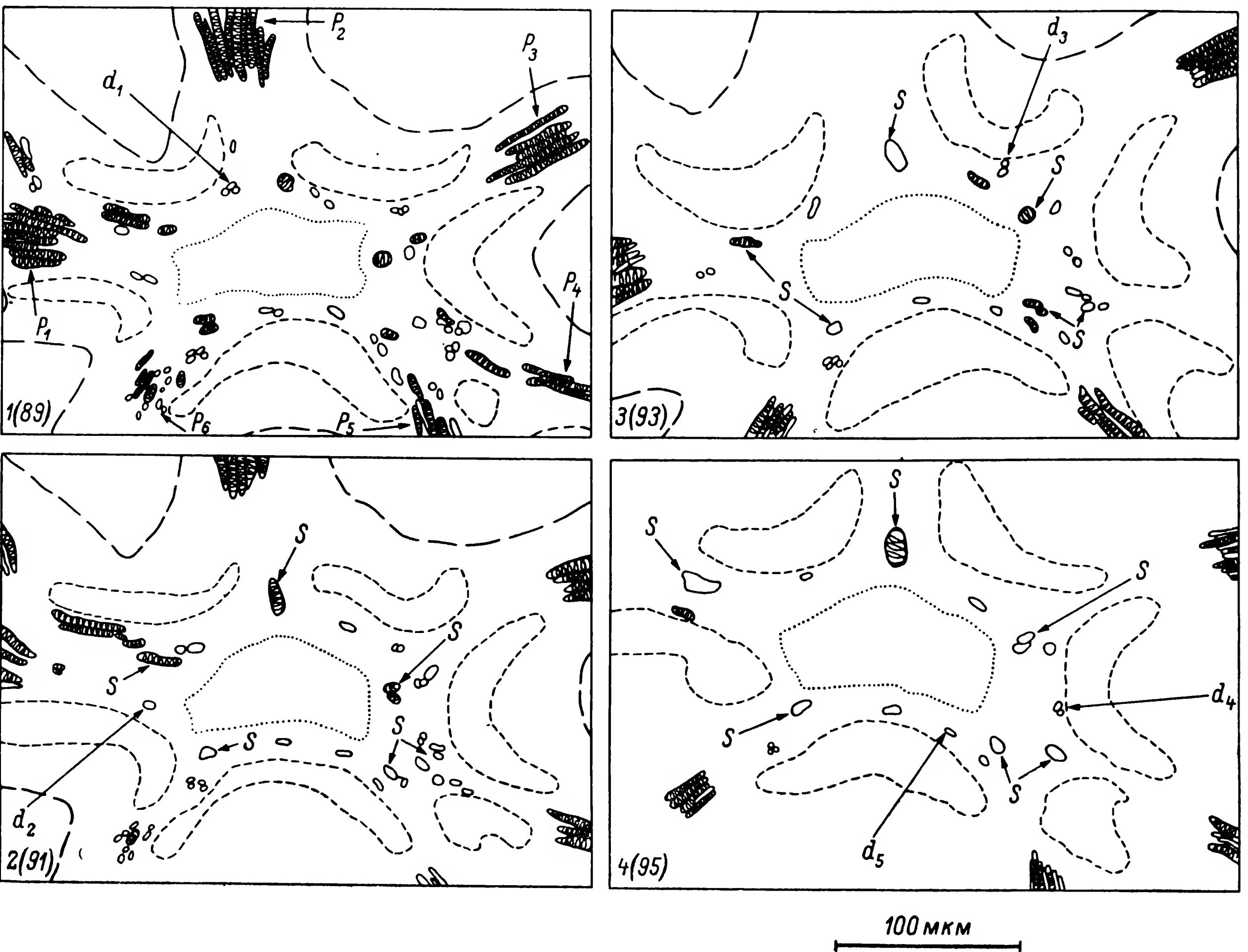


Рис. 1. Схемы поперечных срезов цветков *Ulmus glabra* Huds. на уровне отхождения от стели проводящих пучков околоцветника (*p*) и андроцея (*s*), показывающие расположение редуцированных пучков абортивных тычинок (d_1—d_4).

Начало и продолжение этой серии срезов показаны на табл. I (*1—4*).

тяжении пучки околоцветника и тычинок не сливаются и по цветочной трубке идут параллельно.

Кроме этих основных пучков, отходящих от стели, имеются пучки, чередующиеся с вышеописанными проводящими пучками андроцея (рис. 1, *1—4*, d_1—d_5). Их следует рассматривать как редуцированные пучки абортивных тычинок. Эти пучки характеризуются слабым одревеснением сосудов ксилемы; они располагаются вместе с проводящими пучками сохранившихся тычинок в пределах одного круга, чередуясь с ними. Они поднимаются на очень небольшое расстояние — 80—120 мкм.

Каждая тычиночная нить снабжена одним проводящим пучком, включающим от 2 до 8 сосудов. На поперечных срезах можно проследить изменение их числа на различных участках одной и той же тычиночной нити. Пучки тычинок не ветвятся в отличие от пучков околоцветника. Так, например, пучок p_1, идущий в околоцветник (табл. I, *3*), после отхождения от стели распадается на три крупных пучка, один из которых в свою очередь еще образует ветвь. Большинство остальных пучков также распадается на 2—3 пучка, или они дают ветви. Однако отделившиеся пучки и их ветви оканчиваются в промежутках между лопастями околоцветника или у их основания; остается только шесть основных проводящих пучков соответственно количеству лопастей. Пучки околоцветника коллатеральные, в то время как у тычинок они скорее амфикрибральные, так как ксилема пучка окружена флоэмой.

Одним из свидетельств сложности строения околоцветника *U. glabra* являются сохранившиеся проводящие пучки редуцированного венчика (табл. I, *5*, *x*). Эти пучки расположены адаксиально по отношению к пучкам наружного круга околоцветника. Они гораздо слабее развиты и оканчиваются приблизительно на том же уровне, что и ветви, отделившиеся от основных пучков, следующих в лопасти околоцветника.

Проводящие пучки редуцированного венчика x отделяются от стели основания цветка в промежутках между отделившимися пучками чашечки p, поэтому с момента своего отделения они отграничены от пучков наружного круга околоцветника и чередуются с ними (табл. I, *5*). Число этих пучков непостоянно у разных экземпляров и колеблется от одного до шести; кроме того, они часто отделяются от стели в непосредственной близости от пучков чашечки, как это видно на серии поперечных срезов цветка *U. glabra* (табл. I, *2*, *3*), где имеется только один пучок x, слившийся в основании с пучком наружного круга околоцветника p_1 в «общий» крупный пучок. Однако слияние не является полным, поскольку сосуды ксилемы проводящих пучков чашечки и редуцированного венчика отделены друг от друга небольшим слоем паренхимы, часто толщиной в одну клетку. Почти сразу же после отхождения этот пучок распадается: сосуды чашечки идут вверх, а сохранившийся пучок редуцированного венчика первоначально отходит в сторону, и затем, направляясь вверх, оканчивается между лопастями околоцветника. Отделившиеся пучки редуцированного венчика не следует смешивать с пучками, возникшими в результате истинного ветвления; ветви обычно отделяются на некотором расстоянии от основания пучка. Составные же пучки, возникшие в результате очень близкого расположения сосудов ксилемы проводящих пучков чашечки и редуцированного венчика, распадаются сразу же после их отхождения.

Как уже было отмечено, проводящие пучки тычинок после их отчленения от проводящей системы основания цветка первоначально проходят по ткани цветочной трубки параллельно пучкам околоцветника, а затем — по свободной части тычиночной нити. Для цветков *U. glabra* характерно, что отделение тычиночных нитей от ткани цветочной трубки происходит на разных уровнях (табл. I, *4*) и порядок этого отделения не совпадает с порядком отхождения проводящих пучков тычинок от стели основания цветка. Участок цветочной трубки, на протяжении которого происходит разделение тканей околоцветника и тычинок, является довольно значительным и составляет в среднем 170—200 (150—250) мкм.

За редким исключением первая и вторая тычиночные нити, отделяясь от цветочной трубки, располагаются рядом; отделившаяся же третья тычинка может располагаться как с одной (рис. 2, *1—4*), так и с другой стороны (рис. 2, *5—8*) от первой. Четвертая, пятая и шестая тычинки после отделения образуют варианты расположения, близкие к расположению трех первых. На рис. 2 представлено несколько вариантов порядка отделения тычиночных нитей от цветочной трубки. Характерно, что у наи-

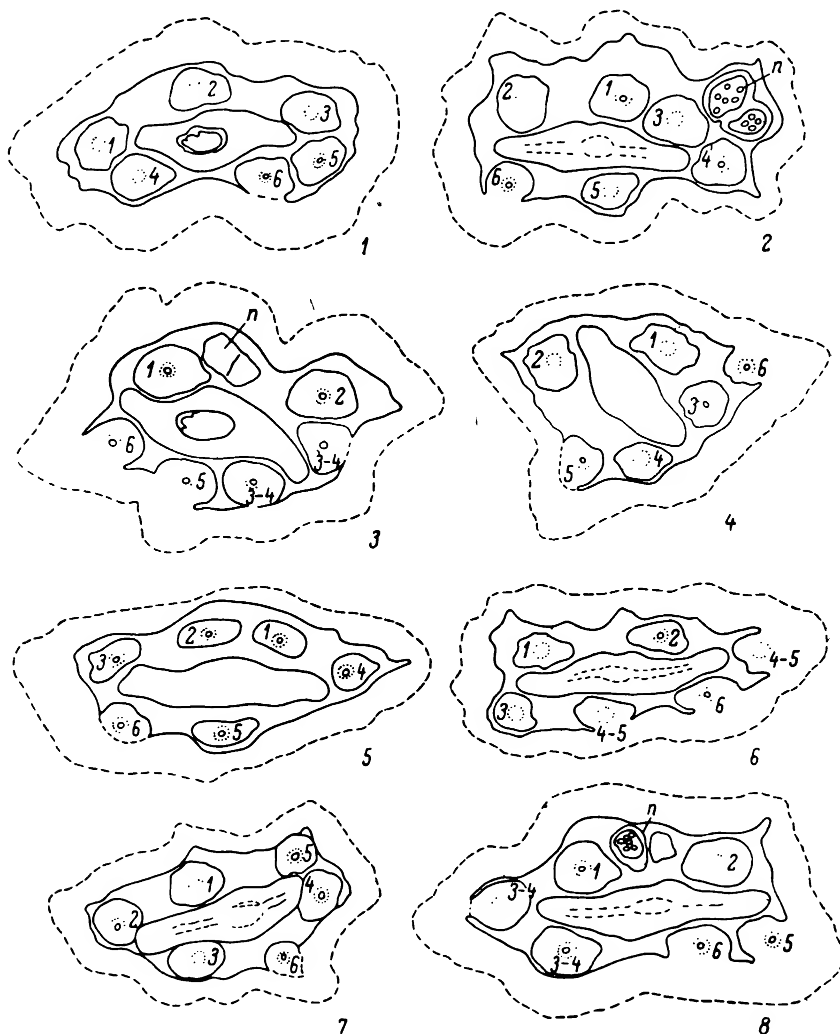


Рис. 2. Различные варианты (*1—8*) порядка отделения тычиночных нитей от цветочной трубки *Ulmus glabra* Huds.

На каждом поперечном срезе тычинки отмечены цифрами (*1—6*) согласно очередности их отделения от цветочной трубки, *п* — пыльник.

более рано отделившихся тычинок пыльники расположены несколько ниже.

Выше было отмечено, что Бехтель (1921) пишет о спиральном расположении частей цветка у представителей порядка *Urticales*. Но его высказывания о спиральном расположении частей околоцветника и андроцея очень противоречивы (стр. 400, 402, 403, 405). Анализ работы Бехтеля показывает, что основанием для признания наличия в порядке *Urticales* примитивных признаков, связанных со спиральным расположением частей цветка, явилось для него «обнаружение» этой особенности только у отдельных видов рода *Ulmus*, а именно у *U. americana* (сделанные

им выводы о расположении частей цветка этого вида оказались ошибочными и обсуждаются нами при изложении материала об *U. laevis*).

Как показали наши исследования, на уровне отхождения проводящих пучков аппендикулярных частей цветка *U. glabra* спираль настолько сближена, что говорить не о циклическом, а о спиральном характере отхождения проводящих пучков околоцветника и андроцея не приходится. Циклический же характер отхождения проводящих пучков свидетельствует о круговом расположении частей цветка на цветоложе.

Исследование порядка отделения тычинок от цветочной трубки, предпринятое нами, показало, что в андроцее признаки спирали могут быть выражены в различной степени на уровне отхождения проводящих пучков и на уровне расположения свободных частей тычинок на трубке. Особенно резкие различия наблюдаются в цветках *Ulmus*. Несомненно, что более древним и более важным филогенетическим признаком является расположение частей цветка на цветоложе (о чем можно судить по характеру отхождения проводящих пучков). Особенности же расположения свободных частей тычинок на цветочной трубке имеют второстепенное значение, поскольку цветочная трубка — образование вторичного происхождения. Но они, возможно, могут быть использованы как дополнительные признаки при сопоставлении уровней эволюционной продвинутости родов, имеющих цветочную трубку.

Проводящие пучки тычинок *U. glabra* при отхождении от стели основания цветка расположены циклически. В порядке же обособления свободных частей тычиночных нитей от цветочной трубки часто прослеживаются признаки спирали (рис. 2, *1—3*, *5*, *7*). Можно предположить, что сохранились следы спирального расположения большего числа тычинок на цветочной трубке. В результате уменьшения размеров цветка количество микроспорофиллов сократилось, но сохранились редуцированные пучки, принадлежавшие абортивным микроспорофиллам (рис. 1, d_1—d_4). Эти пучки поднимаются на небольшое расстояние. В зоне отхождения вместе с проводящими пучками сохранившихся тычинок они образуют один круг, чередуясь с ними. В отношении более позднего периода эволюции цветка, характеризующегося появлением цветочной трубки, можно допустить, что уменьшение размеров цветка и его дальнейшая редукция продолжались и после образования трубки, по которой спирально располагались свободные части микроспорофиллов. В настоящее время сохранились остатки имевшихся в прошлом спиралей, наличие которых недостаточно для того, чтобы рассматривать цветок *Ulmus* как спиральный. Однако они, возможно, свидетельствуют о сохранении примитивных черт (вторичного происхождения), связанных со спиральным расположением частей цветка, в структуре андроцея.

О возможности того, что в цветках *Ulmus* процессы срастания частей в какой-то мере предшествовали процессам их редукции, свидетельствует также сохранение хорошо развитых проводящих пучков редуцированного венчика в ткани цветочной трубки.

Ulmus laevis **Pall.** Для цветков *U. laevis* характерно искривление продольной оси цветка вплоть до 90°, что наряду с зигоморфией затрудняет выяснение хода проводящих пучков различных частей цветка на поперечных срезах. При изготовлении серии срезов необходимо учитывать это искривление. При каждом срезе в соответствии с дугой изгиба продольной оси надо поворачивать объект на несколько градусов в плоскости, совпадающей с продольной осью цветка. Сумма углов наклона объекта всех отдельных срезов должна соответствовать дуге изгиба продольной оси цветка. Только соблюдая эти условия, можно получить «прямые» срезы и проследить строение проводящей системы.

Проводящая система основания цветка *U. laevis*, как у *U. glabra*, уже в своей верхней части распадается на определенное число располагающихся циклически крупных пучков (между которыми разбросаны более мелкие пучки) соответственно числу главных частей цветка — тычинок и долей околоцветника (табл. I, *7*). Размеры участка оси, в пре-

делах которого отходят эти проводящие пучки, составляют в среднем 100 мкм.

Отделившиеся от стели крупные пучки в основании являются составными: их абаксиальные части принадлежат околоцветнику (в основном чашечке), а адаксиальные — микроспорофиллам. Почти сразу же после отхождения составные пучки разделяются (табл. I, *8*, *9*). Это говорит о том, что пучок лопасти околоцветника и пучок соответствующей ей тычинки отходят на одном уровне, а не на разных, как в цветках *U. glabra* (табл. I, *6*). Редуцированные пучки, встречающиеся в месте отхождения основных пучков, незначительны в количестве и не образуют «замкнутого круга». Их расположение между пучками тычинок свидетельствует об их принадлежности к андроцею.

Бехтель изучал проводящую систему *U. americana*, цветки которого по строению очень близки к цветкам *U. laevis*. Анализируя его рисунки, следует заметить, что он, по-видимому, не вносил коррективы на искривление продольной оси цветка при получении сериальных поперечных срезов (по крайней мере эти коррективы не были достаточными). Поэтому получилась очень резкая «асинхронность» в отхождении пучков переднего («anterior») и заднего («posterior») отделов цветка, послужившая Бехтелю основанием для утверждения о спиральном расположении частей цветка в роде *Ulmus*.

Обратимся к данным Бехтеля (Bechtel, 1921, табл. XV). На рис. 6 он показывает отхождение первой пары пучков от стели — пучка доли околоцветника *m* и сопровождающей тычинки *n*. Затем справа от нее отходит вторая пара пучков (рис. 8, m^1, n^1) и слева — третья (рис. 9, m^2, n^2), потом опять справа — четвертая пара (рис. 11, m^3, n^3) и слева — пятая (рис. 12, m^4, n^4), и т. д. Таким образом, даже исходя из его основных данных, невозможно провести спираль. Еще труднее прийти к выводу о спиральном расположении частей цветка, так как даже в циклическом цветке наличие сильно сжатой спирали допустимо. Признак «спиральности» на уровне отхождения проводящих пучков не является в роде *Ulmus* признаком его примитивности, а скорее свидетельствует об обратном. Наши исследования *U. glabra* и *U. laevis*, а также анализ данных Бехтеля по 5 видам рода показали, что в результате уменьшения размеров цветка, укорочения его оси и редукции органов произошло сильное сжатие спирали, цветок стал циклическим и характеризуется круговым расположением частей.

Наличие пучков *x*, принадлежащих редуцированному внутреннему кругу околоцветника, слившемуся с другими частями при образовании цветочной трубки, Бехтель рассматривает как специфическую особенность цветков *U. glabra*. У остальных исследованных им видов *Ulmus* такие пучки не встречались (судя по его рисункам). По-видимому, это можно объяснить тем (как мы уже отмечали в отношении *U. glabra*), что число этих пучков непостоянно, причем часто у основания они могут сливаться с пучками чашечки, а их не всегда легко заметить. Такие же явления свойственны и *U. laevis*, в цветках которого эти пучки имеются (табл. I, *9*, *10*, *x*).

На уровне отделения свободных частей тычинок от цветочной трубки у *U. laevis* прослеживаются черты спиральности вторичного происхождения, как и в цветках *U. glabra*.

Hemiptelea Planch.

Вид ***Hemiptelea davidii* (Hance) Planch.**, образующий этот монотипный род, представлен небольшими деревьями, произрастающими в естественных условиях в Юго-Восточной Азии. Цветки обычно обоеполые, на коротких цветоножках, околоцветник неглубоко 4—6-раздельный, тычинки супротивны лопастям околоцветника; число их обычно равно числу лопастей. Пыльники 4-гнездные, прикреплены основанием к тычиночной

нити. Завязь верхняя, сидячая, с одной семяпочкой. Гинецей псевдомономерный.

Сведений по структуре проводящей системы цветка этого вида, насколько нам известно, нет. Цветки имеют особенность, не наблюдавшуюся у видов *Ulmus* и связанную с наличием четко выраженных двух кругов проводящих пучков околоцветника (чашечки и редуцированного венчика) в области трубки и основания цветка (табл. II, *1—4*, $p_1—p_4$, $x_1—x_4$; см. вклейку). Вся же стель распадается на четыре отчетливых круга пучков: два круга околоцветника, круг андроцея и круг гинецея. Пучки первого и третьего кругов противостоят друг другу, а второго — чередуются с ними (табл. II, *2*, *3*). Проводящие пучки покровов цветка и андроцея *H. davidii* при отхождении от проводящей системы основания цветка располагаются циклически (табл. II, *1*, *2*, *p*, *x*, *s*).

Для цветков *H. davidii*, как и для видов *Ulmus*, характерно образование трубки, хотя имеются существенные различия в ее строении у этих двух родов сем. *Ulmaceae*. Наличие двух кругов проводящих пучков слившихся покровов цветка *H. davidii* отчетливо видно на поперечных срезах нижней части цветка (табл. II, *2*, *3*). На уровне трубки пучки, чередуясь друг с другом, формируют один круг. Число пучков двух кругов околоцветника в основании цветка равно числу пучков сложного круга трубки, состоящего из пучков чашечки и редуцированного венчика (табл. II, *4*). Проводящие пучки редуцированного венчика оканчиваются в промежутках между лопастями околоцветника или у их основания.

Наличие двух кругов проводящих пучков околоцветника в цветках *Hemiptelea* является еще одним важным доказательством сложности строения околоцветника многих представителей сем. *Ulmaceae* s. str. и присутствия в прошлом двух покровов цветка.

В расположении тычинок на трубке заметны черты спирали, хотя это прослеживается не всегда (спираль на табл. II, *4* очень сильно сжата, ее оборот укладывается в 80 мкм, и она близка к кругу).

Zelkova Spach

Zelkova carpinifolia **(Pall.) C. Koch.** У этого вида встречаются тычиночные, пестичные и обоеполые цветки. Обоеполые цветки обычно на коротких цветоножках, расположены в пазухах верхних стеблевых листьев, одиночные и редко парные. Околоцветник 4—6-лопастный, остающийся при плодах. Число тычинок обычно равно числу лопастей околоцветника, они супротивны последним. Пыльники 4-гнездные, прикреплены основанием к нити. Завязь косояйцевидная, сидячая, с одной семяпочкой. Гинецей псевдомономерный.

Этот вид распространен на Кавказе и в северном Иране.

Мы не будем подробно останавливаться на структуре проводящей системы цветков этого вида; отметим только основные особенности ее строения. Для цветков *Zelkova* по сравнению с вышеописанными родами характерно незначительное срастание частей околоцветника. Анатомическое исследование показало, что проводящие пучки тычинки и доли околоцветника, соответствующей ей, соединены у основания (отделяются от стели оси цветка на одном уровне — табл. II, *9*, *p*, *s*).

В цветках *Z. carpinifolia* обнаружены редуцированные пучки, но они не гомологичны редуцированным пучкам цветков *Ulmus*, поскольку отделяются от стели ниже уровня отхождения пучков андроцея (для цветков *Ulmus* характерно иное расположение редуцированных пучков, см. выше). В приведенном примере (табл. II, *5*, *6*, $g_1—g_4$) четыре редуцированных пучка образуют круг и чередуются с пучками наружного круга околоцветника. Их расположение указывает на принадлежность к редуцированному венчику. В настоящее время покровы цветка *Zelkova* представлены только чашечкой, разделенной почти до основания на лопасти. Тычинки немногочисленные, характеризуются циклическим порядком отхождения проводящих пучков от стели оси цветка (табл. II, *5*, *6*, $s_1—s_4$).

Тычиночные нити цветков *Z. carpinifolia* больше связаны с завязью, чем с околоцветником, в отличие от представителей родов *Ulmus* и *Hemiptelea*, у которых они образуют вместе с околоцветником цветочную трубку. Цикличность выражена менее четко при обособлении нитей тычинок от тканей, окружающих их у основания (табл. II, *7*, *8*).

Celtis L.

Celtis caucasica **Willd.** Тычинки не срастаются с околоцветником, разделенным на доли до основания. Доля чашечки обычно окружает тычиночную нить; иногда развиваются дополнительные тычинки, или, наоборот, их бывает меньше, чем долей чашечки.

В приведенном случае (табл. III, см. вклейку) видно, что первоначально от стели отходят четыре крупных пучка, каждый из которых сразу же разделяется на пучок доли околоцветника и тычинки (табл. III, *1—3*, *p*, *s*). Пучки околоцветника в свою очередь могут ветвиться. Пятая пара проводящих пучков отходит от стели несколько выше, однако ее незначительное отклонение от первоначального направления начинается почти одновременно с отхождением четырех первых пар пучков (но оно не такое резкое). Все оставшиеся пучки формируют проводящую систему гинецея.

Микроспорофиллы *Celtis* расположены на диске (эта структура хорошо показана на продольном срезе цветка — табл. III, *3*, *a*). Закономерность отделения нитей микроспорофиллов от ткани диска сходна с характером отхождения их проводящих пучков от стели оси цветка.

По анатомическому строению к цветкам *C. caucasica* близки цветки *C. glabrata*; они циклические, имеют один круг околоцветника и один круг андроцея.

Бехтель исследовал цветки *C. occidentalis* L. Однако он рассмотрел в основном только строение проводящей системы гинецея этого вида.

Наши данные по строению проводящей системы околоцветника и андроцея цветка *Celtis* в основном совпадают со сведениями, отраженными в рисунках поперечных срезов Бехтеля (Bechtel, 1921; табл. XVIII, рис. 4—9, 11). Они показывают, что у *Ulmus* и у *Celtis* (*C. occidentalis*, *C. caucasica*, *C. glabrata*) проводящие пучки при отхождении от системы пучков оси цветка располагаются циклически.

Касаясь генетических связей в пределах порядка *Urticales*, Бехтель приходит к выводу, что *Celtis* более продвинут, чем *Ulmus*. Это подтверждают и наши данные о степени редукции и расположении частей покровов цветка и андроцея. О более высокой эволюционной продвинутости *Celtis* по сравнению с *Ulmus* свидетельствует и строение псевдомономерного гинецея, как это позже было показано Эккардтом (Eckardt, 1937); к такому же выводу пришли и мы. К сожалению, Бехтель по-иному понял функциональное значение отдельных проводящих пучков гинецея и в результате пришел к противоположному заключению: «очевидно, редукция в гинецее *Ulmus* продвинулась в значительно большей степени, чем у *Celtis*» (Bechtel, 1921 : 393).

Trema Lour.

Trema — один из наиболее богатых по числу видов род *Celtidaceae*. Он включает приблизительно 20 видов. Это вечнозеленые деревья и кустарники, произрастающие в естественных условиях в тропических и субтропических областях Старого и Нового света. Цветки мелкие, в пазушных цимозных соцветиях, почти сидячие, часто обоеполые, пяти- или редко четырехмерные. Завязь одногнездная, с одной семяпочкой, прикрепленной в верхней части гнезда.

Анатомо-морфологическое строение цветков исследованных видов ***T. lamarckiana*** **(Roem. et Schult.) Blume** и ***T. orientalis*** **(L.) Blume** сходно. Чашечка разделена на доли почти до основания. Тычиночная нить окружена долей чашечки и не срастается с ней. Проводящие пучки этих

структур отделяются от стели оси цветка на одном уровне (соединены у основания), а дальше идут раздельно, что прослеживается как на поперечных, так и на продольных срезах (табл. III, *4*, *5*, *7*, *8*, *p*, *s*).

У этих трех видов анатомическое исследование выявляет цикличность как в порядке отхождения проводящих пучков от стели, так и в расположении тычинок (табл. III, *4*, *6*). Проводящие пучки абортивных частей цветка не обнаружены.

Parasponia **Miq.**

Указанные для *Trema* данные анатомо-морфологического строения цветка с полным правом можно отнести и к цветкам ***Parasponia andersonii*** **(Planch.) Planch.** (табл. IV, *1*, *2*; см. вклейку), представителя, генетически близкого к *Trema* рода.

Ampelocera **Klotzsch**

Ampelocera cubensis **Griseb.** Представитель небольшого рода, приуроченного к тропическим областям Америки. Листья очередные, цельнокрайные, короткочерешковые. Цветки в немногочисленных пазушных соцветиях. Плод — мясистая костянка, одногнездная, с одной семяпочкой. Тычинки в числе от 9 до 16, не срастаются с трубкой чашечки. В верхней части трубка разделена на несколько крупных лопастей, число которых всегда меньше числа тычинок. *A. cubensis* несколько отличается от других представителей *Celtidaceae* присутствием трубки и большого, не всегда определенного количества тычинок.

Проводящий пучок тычинки и параллельный ему пучок околоцветника отходят от системы пучков оси цветка на разных уровнях и отделены друг от друга небольшой прослойкой паренхимной ткани (табл. IV, *7*, *p*, *s*). Большинство пучков чашечки образует ветви; иногда ветви возникают у самого основания проводящего пучка (табл. IV, *3—5*, p_1, p_3, p_4, p_6—p_8).

Этому виду на первый взгляд не свойственна также и цикличность в отхождении проводящих пучков околоцветника и андроцея (табл. IV, *3—5*, *p*, *s*), присущая видам *Celtis*, *Trema* и *Parasponia*. Участки, в которых проводящие пучки околоцветника и тычинок отходят от стели, занимают значительные зоны оси цветка, составляющие в среднем 150—170 мкм (на протяжении около 100 мкм они перекрываются). Объясняется это тем, что у *A. cubensis* плоскости двух кругов, образованных отходящими проводящими пучками околоцветника и андроцея, не располагаются перпендикулярно к продольной оси цветка, которая обычно является прямой. Это мы обнаружили также у представителей других родов. Наклон плоскости круга андроцея к продольной оси цветка имеет место у *A. cubensis* и при обособлении нитей микроспорофиллов от окружающих тканей (табл. IV, *6*). Цикличность в отхождении проводящих пучков и расположении микроспорофиллов этого вида не вызывает сомнений. Несмотря на некоторые более примитивные черты (наличие большого и неопределенного числа тычинок) по сравнению с близкородственными представителями *Celtidaceae*, в структуре цветков *A. cubensis* гораздо больше продвинутых признаков, чем в цветках *Ulmus*, *Hemiptelea* и *Zelkova*, что прежде всего связано с отсутствием проводящих пучков абортивных частей цветка.

Заключение

Представители *Ulmaceae* и *Celtidaceae* характеризуются значительным разнообразием анатомо-морфологического строения цветка и его васкулярного скелета, которое выражается в различной степени срастания и редукции частей околоцветника и андроцея.

Имеются свидетельства редукции внутреннего круга околоцветника в цветках *Ulmaceae*. Наиболее четко это прослеживается у *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch., в цветке которой сохранился отчетливый круг

проводящих пучков редуцированного венчика, расположенный ковнутри от круга пучков чашечки. Проводящие пучки чашечки и редуцированного венчика чередуются и отходят от разных участков системы пучков оси цветка. Для цветков *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch характерны наличие редуцированных пучков абортивного внутреннего круга покровов цветка и образование простого околоцветника, разделенного на лопасти почти до основания. У видов *Ulmus* число проводящих пучков редуцированного венчика сильно изменчиво, к тому же у основания они часто сливаются с пучками чашечки.

В цветках *Ulmus* сохранились остатки проводящих пучков абортивных тычинок. Вероятно, число тычинок сократилось в результате уменьшения размеров цветка, в процессе эволюции. В очередности отделения тычинок от цветочной трубки прослеживаются признаки спирали, что, по-видимому, является свидетельством сохранения примитивных черт (вторичного происхождения) в структуре андроцея *Ulmus*.

Проводящие пучки частей цветка *Ulmaceae* и *Celtidaceae* при отхождении от проводящей системы оси цветка располагаются циклически, это говорит о круговом расположении частей цветка на цветоложе.

Анатомо-морфологические признаки цветка свидетельствуют о более высоком эволюционном уровне представителей *Celtidaceae* (*Celtis*, *Trema*, *Parasponia*). У этих видов процессы редукции находятся на более завершенной стадии. Цветки строго циклические, имеют фиксированное число частей. Абортивные части цветка настолько сильно редуцированы, что их практически невозможно обнаружить. Цикличность свойственна и цветкам рода *Ampelocera*, занимающего обособленное положение в сем. *Celtidaceae*.

До сих пор нет единого мнения относительно объема и системы *Ulmaceae* s. l., хотя этот вопрос обсуждается более ста лет. Разные авторы придерживаются иногда противоположных мнений.

Наше исследование дало новый материал для таксономии. Показано, что семейства *Ulmaceae* и *Celtidaceae* существенно различаются как по строению цветка, так и по степени редукции его органов. Наряду с родами, сохранившими ряд примитивных черт (*Ulmus*), имеются роды, у которых редукция цветка продвинулась значительно дальше (*Celtis*, *Trema*, *Parasponia*, *Ampelocera*).

Роды *Hemiptelea* и *Zelkova* занимают промежуточное положение между *Ulmaceae* и *Celtidaceae*, и большинство авторов относили их ко второй группе. Однако исследованные анатомо-морфологические признаки околоцветника и андроцея показали их несомненное родство с *Ulmus*. Это доказывается также сходством строения проводящей системы псевдомономерного гинецея указанных трех родов (Черник, 1975) и рядом других признаков. Таким образом, подтверждается правильность помещения родов *Hemiptelea* и *Zelkova* в сем. *Ulmaceae*, а не в сем. *Celtidaceae* (триба *Celtidoideae* в понимании многих авторов). Вследствие наличия круга проводящих пучков редуцированного венчика *Hemiptelea* даже несколько более примитивна, чем *Ulmus*.

Данные по строению цветка и степени редукции его проводящей системы свидетельствуют о более высокой эволюционной продвинутости представителей *Celtidaceae* по сравнению с представителями *Ulmaceae* и подтверждают мнение о том, что *Celtidoideae* следует рассматривать в ранге самостоятельного сем. *Celtidaceae* Link.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 11. — Грудзинская И. А. (1967). *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 52, 12. — Грудзинская И. А. (1968). Характеристика семейств *Ulmaceae* Mirb. и *Celtidaceae* Link. Новости сист., 1968. — (Черник В. В.) Chernik V. V. (1975). On structure of *Hemiptelea* Planch. and *Zelkova* Spach gynoecium. Proc. XII Intern. Bot. Congr. (Leningrad, 3—10 VII 1975). — Bechtel A. R. (1921). The floral ana-

tomy of the *Urticales*. Amer. J. Bot., 8. — E a m e s A. J. (1929). The role of flower anatomy in the determination of angiosperm phylogeny. Proc. Intern. Congr. Plant. Sci. (Ithaca, 16—23 VIII 1926). — E c k a r d t Th. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopold., 5, 26. — T i p p o O. (1938). Comparative anatomy of the *Moraceae* and their presumed allies. Bot. Gaz., 100.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 I 1975.

SUMMARY

The article deals with problems of flower's parts position and their reduction using the example of representatives of tree genera of *Ulmaceae* and four genera of *Celtidaceae*. The vascular bundles of appendicular organs in all the species studied have cyclic disposition in the place where they leave the flower's stele: this shows the whorl arrangement of flower's parts on the receptacle. The vascular bundles of abortive corolla have preserved in the flowers of *Ulmus*; in *Hemiptelea davidii* these bundles form a distinct circle and alternate with the vascular bundles of calyx. The presence of reduced bundles of abortive corolla is characteristic of *Zelkova carpinifolia*. In the order of separation of stamens from the flower tube in *Ulmus* spiral features of secondary origin can be traced. In representatives of *Celtidaceae* (*Celtis*, *Trema*, *Parasponia*, *Ampelocera*) the process of reduction of vascular system of perianth, androecium and gynoecium has developed much further than in *Ulmaceae*. Their flowers usually posess a fixed number of parts. Cyclicity is characteristic of flowers from the genus *Ampelocera*, standing somewhat separately among *Celtidaceae*. The data on the flower structure and the anatomy of its vascular system speak of a higher evolutionary development of *Celtidaceae* representatives compared with representatives of *Ulmaceae*, which preserved some primitive features.

УДК 582 : 582.734.3

В. В. Пономаренко

ЧТО ТАКОЕ *MALUS PUMILA* MILL.?

V. V. PONOMARENKO: WHAT IS *MALUS PUMILA* MILL.?

В статье рассматриваются вопросы происхождения, географии, морфологии и таксономии *Malus pumila*. Установлено, что под названием яблони низкой исследователи в разных странах объединяли мало изученные дикорастущие виды, формы и разновидности, сорта и гибриды яблони домашней, а также низкорослые формы яблони, используемые в садоводстве в качестве подвоев. В настоящее время в связи с достаточной изученностью видового состава рода *Malus* установлено, что этого таксона не существует. Во избежание путаницы мы предлагаем исключить *M. pumila* из списков дикорастущих видов рода *Malus*.

Среди видов рода *Malus* особое место занимает яблоня низкая, или карликовая *Malus pumila* Mill. На русском языке ее называют яблоней обыкновенной (Козьманов, 1929), пушистой (Попов, 1928—1929), низкорослой (Туркин, 1954). Вот уже два столетия продолжаются дискуссии о систематическом статусе этой яблони.

Одни считают ее дикорастущим видом, некоторые авторы подвергают сомнению существование вида *M. pumila* и полагают, что его нет в природе (Ал. Федоров, Полетико, 1954; Васильченко, 1963). Отдельные исследователи вначале признавали *M. pumila* в качестве реального существующего вида, но затем пришли к выводу, что он не существует (Лихонос, 1936, 1974; Лангенфельд, 1960, 1970). Этот вопрос и до настоящего времени не решен окончательно.

Много противоречий имеется в данных об ареале и географическом распространении *M. pumila*, не выяснено ее таксономическое положение, нет единого мнения об ее морфологических признаках. Литература, посвященная этой яблоне, обширна, но содержит отрывочные и разноречивые сведения.

Мы сделали попытку выяснить все эти вопросы и с этой целью рассмотрели известные факты о происхождении, распространении и морфологии *M. pumila*.

В литературе нет единого мнения о местообитаниях и ареале *M. pumila*. Кох (Koch, 1869) и Диппель (Dippel, 1893) пишут, что она встречается в юго-восточной России, на Кавказе, в Татарии и на Алтае. В. В. Пашкевич (1912) отмечает ее как одичавшую в Западной Европе и растущую дико на Балканском полуострове, в Передней Азии, Туркестане (ныне Средняя Азия, СССР, — *В. П.*), южной и юго-восточной России, частично в Сибири и в Западных Гималаях. Позднее он указал ее только для Южной Европы, Кавказа и Средней Азии (Пашкевич, 1938). Н. И. Вавилов (1931) полагал, что *M. pumila* — местный дикорастущий вид Афганистана, распространенный на Кавказе и в Средней Азии. По данным Хедрика (1937), разновидности *M. pumila* в диком состоянии встречаются в юго-восточной Европе и в западной Азии, хотя одичавшая яблоня попадается везде, где она культивируется. Ф. Д. Лихонос (1936) считает, что *M. pumila* растет в Крыму, Дагестане, в Армении, Средней Азии и в Малой Азии. Г. Г. Тарасенко (1941) указывает ее для Средней Азии и Закавказья.

Вилькокс (Wilcox, 1960) приводит карту с ареалом *M. pumila* (рис. 1). По его данным, эта яблоня занимает территорию Кавказа и Средней Азии, на западе ареал ее смыкается с ареалами *M. sylvestris* (L.) Mill., а на востоке — с *M. baccata* (L.) Borkh. По данным А. М. Скибинской (1966), *M. pumila* сформировалась в Иране, Афганистане и Пакистане, откуда она широко распространилась на Балканский полуостров, в Закавказье, Среднюю Азию и на юг Туркмении. Другой точки зрения на происхождение этой яблони придерживается А. Е. Сюбаров (1968 : 41). Он высказал следующую мысль: «возможно, провинции северо-западной или центральной Индии являются наиболее древней родиной яблони низкой, которая постепенно распространилась вследствие случайного

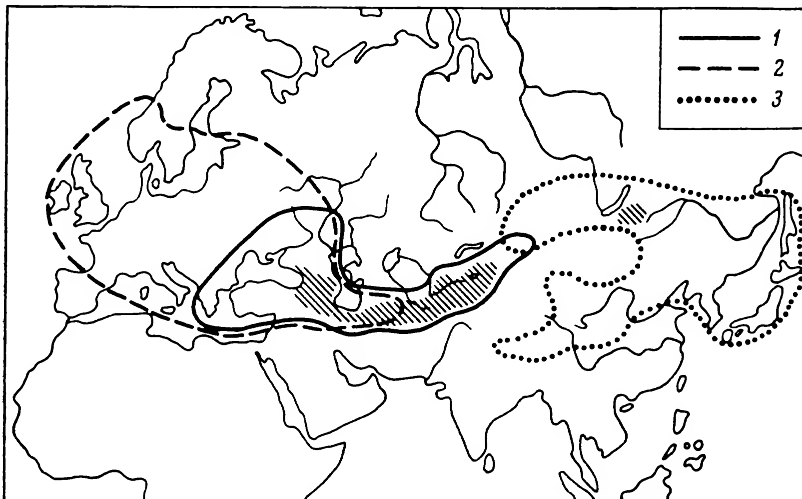


Рис. 1. Ареалы трех видов яблони и центры их наибольшего разнообразия по Вилькоксу (Wilcox, 1960).

1 — Malus pumila, 2 — M. sylvestris, 3 — M. baccata.

или целевого посева семян форм данного вида, измененных скрещиванием и культурой».

П. М. Жуковский (1970) считал родиной *M. pumila* Восточную Азию и полагал, что геноцентр ее находится в Центральном и Южном Китае. О произрастании *M. pumila* в Китае сообщают А. П. Драгавцев (1966), А. Е. Сюбаров (1968). П. М. Жуковский (1971) перечисляет семь провинций, где встречается дикорастущая яблоня *M. pumila*, и указывает, что из Китая она попала на Кавказ.

Приведение разноречивых сведений о географии этой яблони можно было бы продолжить и дальше, но ограничимся изложенным выше и выделим три основных центра, где по имеющимся данным обитает *M. pumila*: Западная Европа, СССР (Крым, Кавказ, Средняя Азия) и Восточная Азия (Китай). Рассмотрим каждый из этих центров более подробно.

Видовой состав дикорастущих яблонь первой группы, произрастающих в Западной Европе, изучен давно. Он представлен одним видом — *M. sylvestris*. Считается, что яблоня низкая в Западной Европе встречается в качестве одичавшей или интродуцированной из других мест. Древность культуры, огромное количество сортов и повсеместное распространение яблони домашней способствовали в ряде случаев ее одичанию. Возникла масса гибридных форм, обладающих морфологическими признаками, промежуточными между лесной и домашней яблонями. По устному сообщению профессора Чепмена, в настоящее время на территории Англии отсутствует типичная лесная яблоня, которая производит впечатление одичавшей культурной. Гибриды ее ботаниками часто прини-

мались за яблоню низкую. Попадали в Западную Европу и виды с Кавказа и Средней Азии, которые отождествлялись с *M. pumila* вследствие их малой изученности.

Вторая группа яблонь (которые различные авторы относили к *M. pumila*) — кустовидного облика; чаще это низкорослые растения, используемые в садоводстве в качестве подвоев. Более подробно они будут рассмотрены ниже.

Виды яблонь, произрастающих на территории СССР, представляют исключительный интерес для познания и изучения *M. pumila*, так как большинство авторов отмечают, что наша страна является родиной этой яблони. В ранних ботанических сводках по флоре средней полосы европейской части России упоминается яблоня низкая. Б. А. Федченко и А. О. Флеров (1910) приводят *M. sylvestris* и *M. pumila*. Последний вид, по их данным, отличается отсутствием колючек, сильным опушением листьев и плодами до 2 см в диаметре. В последующих флористических сводках и трудах в связи с более детальным изучением видового состава яблонь этой территории *M. pumila* не упоминается (Маевский, 1917). В настоящее время в центральной полосе европейской части СССР произрастает *M. sylvestris*, а на юге ее встречается подвид — subsp. *praecox*. Аналогичная картина наблюдается и в Крыму. Здесь была отмечена яблоня низкая (Васильев В. Ф., 1932), но позднее это указание не подтвердилось (Ильина, 1959; Косых, 1967). Довольно долго было распространено мнение, что основным видом яблони на Кавказе является *M. pumila* (Гроссгейм, 1935; Васильев А. В., 1938, и др.), однако в результате детального изучения кавказской яблони А. Н. Углицких (1932) описал и выделил новый вид — *M. orientalis* Uglitzk., а вид *M. pumila* был исключен из флоры Кавказа.

Мало изученными продолжительное время оставались яблони горных районов Средней Азии. М. Г. Попов (1928—1929 : 430) писал, что «*M. pumila* в диком состоянии широко распространена в горной стране Средней Азии. Местами она здесь образует леса». Большое разнообразие яблонь нередко ставило в тупик многих ботаников, поэтому разные виды их часто объединяли под общим названием *M. pumila* (Пашкевич, Сигов, 1928). В дальнейшем было проведено детальное изучение всего многообразия среднеазиатских яблонь, осуществлена ревизия их таксономии и подтверждено наличие основного для этой территории вида — *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. (Васильченко, 1948, 1952; Ал. Федоров, Ан. Федоров, 1949; Запрягаева, 1964, и др.).

Сомнительные и мало изученные виды нередко относились исследователями к яблоне низкой. Это можно проследить на примере среднеазиатской яблони — *M. niedzwetzkyana* Dieck. Наличие антоциана в вегетативных и генеративных органах делает ее очень заметной и поэтому легко проследить всю историю изучения этой яблони. Впервые в 1913 г. обратил внимание на нее В. Е. Недзвецкий. Он собрал семена и черенки яблони на северном склоне Заилийского Алатау вблизи станицы Талгарской и переслал в г. Винницу известному помологу Я. О. Немецу, который в свою очередь отослал ее в Германию Г. Дику. Как первоклассное декоративное растение она быстро распространилась в ботанических садах Европы. В 1896 г. яблоня Недзвецкого была интродуцирована в Америку Н. Е. Гансен, при ее участии были созданы новые формы и виды декоративных яблонь. Но долгое время она оставалась совершенно не изученной и именовалась разновидностью *M. pumila* var. *niedzwetzkyana* Schneid. Из-за отсутствия достаточно полных сведений об ареале яблони Недзвецкого сведения о ее географическом распространении были весьма неопределенными; указывалось, что она растет на Кавказе, в Туркестане, в Юго-Восточной Сибири, на Алтае (Пашкевич, 1912). Исследованиями В. И. Запрягаевой (1964) и В. В. Пономаренко (1974б) установлено, что эта яблоня в естественных условиях изредка встречается в виде единичных экземпляров; по морфологии она близка к яблоне Сиверса и, по всей вероятности, является ее окрашенным мутантом.

Остается выяснить вопрос о произрастании *M. pumila* в Восточной Азии. Вильсон (Wilson, 1916 : 280) писал, «что *M. pumila* была интродуцирована из Европы в 1870 г. в провинцию Хупей (Китай). А яблоня, принимаемая авторами за *M. pumila*, на самом деле является *M. prunifolia* var. *rinki*, многие сорта которой культивируются помимо Китая и в Японии». Джу Тет-сун и Джен Чен-лунг (Yü Te-tsun, Yen Chen-lung, 1956) провели ревизию видов *Malus*. Китайская *M. pumila*, по их данным, является культурным видом. В Китае все сорта объединяются под названием *M. pumila*; она включает как стародавние местные китайские яблони — Вапяньхун, Хуалянь, Цзинмянь, так и интродуцированные сорта — Хунюй (Джонатан), Гогуан (Роллс), Фэнхуанлуань (Банан Зимний), Хуанкуй (Папировка), Хункуй (Астраханское Красное) и другие, а также их гибриды. В Западной Европе в прошлом тоже предпринимались попытки объединять культурные сорта в вид *M. pumila*. Хеги (Hegi, 1921—1923) выделил *M. communis* Lam. с подвидами subsp. *sylvestris* и subsp. *pumila*. К первому подвиду он отнес лесные дикорастущие яблони, ко второму — группы яблони домашней: кальвили, ренеты, пепины, рамбуры и т. д. Хедрик (1937) писал, что «главные авторитеты» по роду *Malus* к низкой яблоне (*M. pumila*) относят большую часть культурных сортов.

В настоящее время довольно точно изучен состав рода *Malus*, и *M. pumila* как дикорастущий вид во флорах ряда стран не значится (Юзепчук, 1939; Ohwi, 1966; Terpo, 1968; Васильченко, 1969; Browicz, 1972). Несмотря на это, в литературе продолжают публиковаться материалы о *M. pumila*. Обычно ее характеризуют как низкое растение или как растение с сильным опушением вегетативных органов, с крупными плодами хорошего вкуса. В. И. Карамышева в отчете экспедиции Всесоюзного института растениеводства по европейской части РСФСР (Центрально-Черноземный заповедник им. В. В. Алехина) за 1972 г. сообщает, что ею обнаружена *M. pumila* карликового роста с мелкими листьями. На территории Латвийской ССР популяции яблонь с сильным опушением были отнесены к яблоне низкой (Лангенфельд, 1960). *M. pumila* указана для южных районов Урала и Поволжья (Туркин, 1954). Зарубежные авторы в своих публикациях о *M. pumila* часто ссылаются на материалы 20—30 годов XX века (Henning, 1947; Wilcox, 1960). Разные авторы относили *M. pumila* к *Pyrus malus* L., *P. sieversii* Ledeb., *P. pumila* Koch, *Malus malus* Britt., *M. communis* DC., *M. communis* Poiret, *M. domestica* Borkh., *M. pumila* var. *domestica* Schneid., *M. dasyphylla* Borkh., *M. dasyphylla* var. *domestica* Koidz., *M. pumila* var. *praecox* Schneid., *M. paradisiaca* Medic., *M. turkmenorum* Juz. et M. Pop. Это привело к большим разногласиям в отношении морфологических и биологических особенностей данной яблони.

В литературе приводятся различные мнения о характерных видовых признаках *M. pumila* (см. таблицу). Наблюдения в живой коллекции Всесоюзного института растениеводства показали (гг. Павловск, Майкоп, Бахчисарай), что образцы под названием *M. pumila* резко различаются по морфологии и биологии. В коллекции имеется ряд местных грузинских форм яблони, относимых к *M. pumila* под названием Хомандули, различающихся по силе роста.

Многие авторы отмечают хорошую способность к вегетативному размножению как отличительный биологический признак *M. pumila*. Наши наблюдения в природе показали, что все без исключения дикорастущие яблони (как низкорослые, так и высокорослые) в естественных условиях хорошо размножаются вегетативно — корневыми отпрысками, пневой порослью и укоренением ветвей (Пономаренко, 1972а, б, в, 1973, 1974а, б, 1975).

В. Н. Васильева (1974) и другие авторы считают, что вся карликовая культура яблони ведет начало от *M. pumila*.

Изучение литературы и исследования различных видов яблони в центрах их генетического разнообразия убедили нас в том, что карликовость

Основные морфологические признаки *Malus pumila* по данным разных авторов

Авторы	Жизненная форма	Побеги	Листья	Цветки	Плоды
K. Koch (1869)	Обычно кустовидная	Образуют корнеотпрыски	Эллиптические, снизу опушенные	Лепестки красноватые, столбики не опушенные, не длиннее тычинок	У основания имеется углубление, плодоножка очень короткая и толстая
E. Koehne (1893)	Дерево, 10 м высоты	Молодые побеги, вначале опушенные	Яйцевидные, яйцевидно-продолговатые или эллиптические, городчато-пильчатые, снизу мягко волосистоопушенные, матовые; черешок опушенный	Лепестки около 20—23 мм длины, с коротким ноготком; столбики в месте срастания более или менее опушены, чашелистики беловойлочные или голые снаружи; цветоножка 8—25 (35) мм длины	Длиннее цветоножки, крупнее, чем у лесной яблони; вкус приятный, кисловатый до сладкого
L. Dippel (1893)	Древовидный неколючий кустарник	—	Овальные, широкопродолговатые, округло-суженные к основанию, коротко-заостренные, 40—70 мм длины, 25—35 мм ширины, пильчатые, темно-зеленые, снизу густоопушенные; черешок 15—30 мм длины	Цветок светло-розовый, лепестки 15—18 мм длины, овальные, широкопродолговатые; столбики несколько длиннее тычинок; чашелистики опушенные, цветоножка 10—15 мм длины	Около 15 мм в диаметре, округлые, красновато-желтые; вкус пресный или несколько терпкий, созревают в июле
C. Schneider (1906)	Дерево, 7 м высоты	Молодые побеги большей частью без колючек и менее разветвленные, однолетние укороченные, побеги долго остаются опушенными	Эллиптические, с притупленно-заостренной верхушкой, основание более или менее клиновидное, крупнозубчатые, сверху более или менее голые, 40—100 мм длины, 25—55 мм ширины; черешок опушенный, до 30 мм длины, более или менее толстый	Цветок большей частью крупнее, чем у лесной яблони; чашечка иногда внутри сильно оголена; столбики большей частью опушены и такой же высоты, как тычинки	Аналогичные плодам лесной яблони, до 20 мм в диаметре, длиннее или равны плодоножке
W. Henning (1947)	Дерево 5 м высоты, ствол короткий, крона округлая	Молодые побеги опушенные	Широкоэллиптические или яйцевидные, остроконечные, крупнозубчато-пильчатые, 40—100 мм длины, 30—50 мм ширины. Молодые листья опушены с обеих сторон, позже только снизу	Цветок белый с розовым оттенком; столбики опушенные в нижней части; чашечка и цветоножка опушенные; чашелистики заостренные, длинные	Около 20 мм в диаметре, округлые, красновато-желтые, вверху и у основания имеется углубление
A. Rehder (1949)	Дерево 15 м высоты, крона округлая	Молодые побеги опушенные	Широкоэллиптические, эллиптические до овальных, ширококлиновидные, острые или заостренные, 45—100 мм длины, 30—55 мм ширины, городчато-зубчатые, снизу опушенные; черешок 15—30 мм длины, толстый, опушенный	Цветок белый, с розовым оттенком; столбики опушенные до середины; чашечка опушена; цветоножка 10—25 мм длины, опушенная	Длиной 20 мм или больше, шаровидные, сдавленные у верхушки и у основания

может быть присуща любому виду яблони. Это подтверждает закон гомологических рядов Н. И. Вавилова о параллельной изменчивости признаков. В естественных условиях, как и в культуре, характер, рост растения обусловлены экологическими и генетическими факторами. Изучение истории показывает, что карликовые формы использовались народами разных стран и были известны давно. Сибирский садовод М. Г. Никифоров (1911) использовал сибирскую карликовую форму Пигмей Никифорова в качестве слаборослого подвоя. Привитые на нее сорта в 30-летнем возрасте достигали высоты 2.5—3 м. В Забайкалье нам встречались низкорослые старые деревца и кустовидные формы *M. baccata.* В Приморском крае на островах в заливе Петра Великого растет карликовая разновидность *M. manshurica* subsp. *zhukovskyi* Ponom., имеющая возраст 80—100 лет и высоту от 20 до 150 см (Пономаренко, 1972б). В Японии на солончаках была найдена яблоня *Malus sargentii* высотой 1—1.5 м. В настоящее время она широко используется как карликовый подвой в Китае и Японии. На юге о. Сахалина сохранились карликовые яблони, привитые японцами на *M. sargentii* (Пономаренко, 1974а). В литературе описаны низкорослые формы яблонь Китая (Драгавцев, 1966, и др.). Уже в древние времена народами, населяющими Кавказ, были выявлены и широко использовались в культуре местные карликовые формы *M. orientalis.* Некоторые из таких форм культивируются и теперь, например в Грузии (Хомандули), в Дагестане (Дипчек-алма), в Армении (Марга хндзор), в Азербайджане (Келалма, Яр-алма, Гем-алма) и т. д. В Иране выращивают карликовую форму яблони (Себи меджлис). Известны низкорослые формы яблони в Турции, Греции, Болгарии, Италии. В Средней Азии встречаются карликовые формы *M. sieversii.* Низкорослостью в Туркмении отличается ряд форм *M. turkmenorum.* Это относится и к *M. sylvestris.* Паллас описал низкорослую раннюю яблоню (*Pyrus praecox*), густые заросли которой встречались в южной части России. В изданных в Западной Европе XVI—XVII вв. «Травниках» и «Историях растений» упоминаются кустовидные низкорослые дикие яблони. Возможно, что первые низкорослые яблони Западной Европы были выделены из местных дикорастущих форм, а затем были интродуцированы и из других мест. В образовании современных подвоев участвовали разные виды. В природе низкорослые яблони встречаются единичными экземплярами и не образуют больших популяций. Объясняется это главным образом воздействием антропогенных факторов. Так, в настоящее время зарослей яблони в указанных Палласом районах нет. В Туркмении на грани исчезновения находятся *M. turkmenorum* и ее низкорослые формы. Особенно отчетливо мы наблюдали гибель яблони Жуковского, растущей на островах в Японском море. В прибрежной полосе она встречалась в виде небольших зарослей. Спустя два года, когда мы посетили эти места, численность деревьев яблони катастрофически уменьшилась в результате рубок во время многочисленных посещений островов рыбаками и туристами. В культуре низкорослые формы сохраняются и могут существовать столетиями, как например, в Грузии сорт Хомандули. Возникновение карликовых форм происходит и у сортов яблони домашней. Н. Ф. Серегин (1962) нашел в саду Быстрецовского района Псковской области в насаждениях карликовую форму сорта Коричное Полосатое 20-летнего возраста высотой 110 см. Эта яблоня дает хорошую корневую поросль и легко укореняется в парниках зелеными черенками. Листья яйцевидные, средней величины, мелкозубчатые. Плоды мелкие, но по форме и окраске напоминают сорт Коричное Полосатое, созревают в конце августа.

Изучая низкорослые и полукультурные формы яблонь Кавказа, мы пришли к некоторым выводам, касающимся истории культуры яблони домашней. Мы полагаем, что современный сортимент яблони в Западной Европе был создан при участии низкорослых форм яблонь Средней Азии и Закавказья. В истории культуры яблони мы различаем четыре периода.

I. Период собирания дикорастущих плодов яблони

В доисторические времена человек собирал и заготавливал плоды диких лесных яблонь. Об этом свидетельствуют раскопки свайных построек в Средней Европе (Швейцария, Италия и др.), где было обнаружено большое количество плодов яблони. Их запасали, разрезали и сушили. Специалисты относят эти находки к неолиту.

II. Период использования дикорастущих низкорослых форм яблони в культуре

Возникновение древнего земледелия, при наличии в той или иной местности естественных зарослей плодовых растений, способствовало зарождению примитивного садоводства. Древние очаги садоводства возникли в районах Передней и Средней Азии. Человек в то время начинает сеять семена яблонь возле жилищ. Яблоня по своей природе полиморфна и генетически гетерогенна. При размножении гибридных диких яблонь семенами они дают неоднородное потомство, которое обладает даже худшими качествами, чем родительские формы. Плоды у него мельче, терпкие, с преобладанием горечи и кислоты. Сеянцы начинают плодоносить поздно, на 8—15-й год после посадки. Способов прививки растений в этот период человек еще не знал, однако уже первые садоводы подмечали ценные биологические свойства карликовых и полукарликовых яблонь того или иного вида. Низкорослые яблони отличаются скороплодностью и уже на второй год могут образовывать цветковые почки. Дикорастущие яблони обычно имеют малосъедобные плоды, а у низкорослых форм они часто значительно лучше, иногда с приятным пресно-сладким или кисловато-сладким вкусом. Карликовые формы образуют также больше корневых отпрысков, чем высокорослые деревья. По данным С. А. Остроуховой (1960), при хорошей агротехнике одна туркменская низкорослая яблоня может образовывать до 600 отпрысков. Корневые отпрыски стали первым посадочным материалом, использованным при размножении яблони. Они хорошо передают все свойства материнского растения потомству и при повреждениях восстанавливаются. В результате длительного отбора улучшались вкусовые качества и увеличивался размер плодов. Примитивное садоводство возникло политопно в странах Передней Азии. Высокого уровня садоводство достигло в древней Армении. Имеются сведения о «висячих садах» Семирамиды в Вавилоне (территория современного Ирака), где выращивались низкорослые яблони. В горных районах Средней Азии до наших дней сохранились предки таких яблонь, например одичавшие формы бабаарабской, хазарапской и других яблонь, некогда окультуренных в результате многовекового отбора. В Закавказье в настоящее время размножают местные слаборослые яблони при помощи поросли. Митев (1973) сообщает, что в юго-восточной Болгарии с давних пор выращивают низкорослую раннюю яблоню — *M. pumila* var. *paradisiaca* (местное название Эр-алма, или Цареградская яблоня). По всей вероятности, она попала в Болгарию из Турции. Эта яблоня представляет собой кустарник, достигающий высоты 60—160, см и образует много поросли. Ее листья по форме и величине похожи на листья культурной яблони. Плоды около 6 см в диаметре, вес их 70 г; созревают в июле—августе, светло-желтые с едва заметным румянцем, вкус их сладкий, освежающий, долго не хранятся. Яблоня плодоносит на 3-й год. Ценится у населения очень высоко.

Низкорослые яблони выращивались греками и римлянами. Римляне уже тогда знали разные способы прививки. Ф. Винклер (1913), ссылаясь на Плиния, описывает открытие способа прививки одним римским поселянином. Разнообразие яблонь в те времена было невелико, и вряд ли существовало более полутора десятков сортов. Размножение порослью не могло привести к большому разнообразию.

III. Период создания сортов яблони путем гибридизации и селекции

В Западную Европу низкорослые яблони попали, вероятно, из Италии и выращивались ради их плодов. В Европе произрастали и местные формы яблони лесной *M. sylvestris*. Восточные яблони явились носителями новой зародышевой плазмы и послужили важным звеном в создании огромного сортимента яблонь. Низкорослые яблони дичали, происходили их спонтанные скрещивания с лесной яблоней. Возникали гибриды с новыми качествами плодов с сильнорослым потомством. Образование новых сортов, кроме гибридизации, было обусловлено отбором мутаций и клоновым отбором. Расцвет плодоводства начался со второй половины XVI в. Интерес к культуре яблони возрос. Стали печататься сочинения по плодоводству, создавались питомники, начали применяться различные способы прививки, формирования и обрезки деревьев. Яблоня приобрела промышленное значение. Человек снова обратил внимание на низкорослые формы яблони, которые с успехом начинали использоваться в качестве слаборослых подвоев.

Состав яблонь Кавказа и Средней Азии был более или менее полно изучен только в последние десятилетия, поэтому местные низкорослые яблони долгое время оставались неизученными, а различные формы их относили к сборному виду *M. pumila*, считая его родоначальником яблони домашней.

IV. Период современного развития культуры яблони

В настоящее время в развитии мировой культуры яблони наметилась тенденция к использованию низкорослых форм (типа спур). Они были обнаружены в 1955—1958 гг. в США у сорта Делишес. Спуры отличаются от обычных сортов, помимо карликового и полукарликового роста, более ранним вступлением в фазу плодоношения. Количество спуров в мире приближается к сотне. Сейчас в Англии работают над проблемой создания однолетней культуры яблони. Там с успехом выращиваются сады-луга, где на 1 га высаживают около 80 тысяч яблонь-однолеток, которые обрабатывают ретардантами, задерживающими рост, но стимулирующими образование цветков. На 2-й год после посадки осенью деревья скашивают. Деревья «Сада» на следующий год отрастают заново. Такие сады-луга плодоносят один раз в два года, давая обильный урожай — 500—700 ц/га.

Наиболее древние письменные свидетельства о яблоне относятся к IV в. до нашей эры. Теофраст упоминает о скороспелой яблоне, обладающей слабым ростом и сладкими, рано созревающими плодами, которую выращивают из легко укореняющихся черенков. В средние века появилось сообщение (Dodoens, 1583) о низкой яблоне со сладкими ранними (по срокам созревания) плодами. В «Общей истории растений» Жерард (Gerard, 1597 : 1276) пишет: «Мы имеем в наших лондонских садах карликовый сорт сладкой яблони — карликовую, или райскую, яблоню, которая приносит плоды регулярно, без прививок».

Автором названия *M. pumila* является английский садовод Филипп Миллер (Miller, 1768). Чтобы облегчить классификацию, он объединил кустовидные яблони под названием *Malus pumila*. При этом он подразумевал три формы: Кодлин, обыкновенную райскую яблоню и голландскую яблоню. Н. И. Кичунов (1903) сообщает, что во времена Миллера названием Кодлин обозначали кустарникового вида яблони с совершенно гладкими листьями и несъедобными плодами, которые встречались отдельными особями в лесах Англии. Райская голландская яблоня в Европе впоследствии получила название райской французской. Она была известна в начале XV в. и отличалась вкусными плодами. Описания ее приведены у Баухина (1596, цит. по: Кичунов, 1903). К обыкновенной райской яблоне относили фиговую яблоню *M. dioica* (Mönch.) Loisel. и дусен. Впервые фиговую яблоню упоминает врач Конрад Геснер в первой поло-

вине XVI в. (Кичунов, 1903). Эта яблоня в большом количестве росла в окрестностях Цюриха, а во второй половине XVIII в. была широко распространена в Германии. По мнению Диппеля (1893), она возникла в культуре. Боркхаузен (Borkhausen, 1800—1803) сообщает, что эту яблоню в Европе он не встречал. По Боркхаузену, фиговая яблоня имеет невзрачные, очень узкие зеленовато-желтые лепестки; по мнению других авторов, лепестки у нее отсутствуют. Листья сильно опушенные, цветки без тычинок, с пятью пестиками, мелкие красные плоды без семян, с короткой плодоножкой. Другая форма — дусен — в Европе использовалась в качестве среднерослого подвоя яблони. Некоторые старые авторы были склонны считать (Koch, 1869), что она итальянского происхождения и попала затем во Францию под названием низкорослого и сладкого яблока (dolciano nano и dolciano mezzano). Другие исследователи отожествляют яблоню низкую с яблоней ранней *P. praecox* Pall., описанной Палласом (Pallas, 1773). В диагнозе этого вида (1773 : 22) в качестве синонима он приводит следующие названия: *Pyrus Malus paradisiaca* L. (Johannisapfel, Johannisholtz). Паллас (Pallas, 1773 : 22) пишет, что эта яблоня «произрастает в более южных и солнечных областях России, особенно по рекам Дону, Самаре, Волге, где по берегам и на пригорках образует густые колючие заросли. В более северных областях не встречается. Обычно в высоту едва 3 м с деревянистыми верхними ветвями, образующими полуокруглую крону, а ниже окруженными очень густыми корневыми вертикальными побегами наподобие очень ветвистого густого подроста, так что может служить живой изгородью. Листья более опушенные и немного более тупые, чем у древесной дикой яблони».

Некоторые ботаники считают *M. pumila* синонимом *M. paradisiaca*. Линней (Linné, 1753) отметил, что *M. pumila* скорее куст, чем дерево, а на полях своей книги сделал отметку — *paradisiaca* (стр. 479). Кох (1869) сообщил, что впервые название *M. paradisiaca* употребил Руеллиус в 1537 г. Райские яблони были широко распространены в Западной Европе. Джонстон (1668; цит. по: Пашкевич, 1911) в своей классификации яблонь выделил группу Райских (Paradies) яблок, обладающих сладкими мелкими плодами с ранними сроками созревания. Впоследствии в Германии и особенно в Италии стали давать название «райские» многим сортам яблонь с красивыми вкусными плодами.

Большую работу по систематизации многочисленных и разнообразных форм культурных, одичавших, полукультурных и дикорастущих яблонь предпринял Боркхаузен (1800—1803). Начиная с XVI в. число сортов яблони в Западной Европе быстро растет, и к концу XIX в. по каталогам насчитывалось около 10 тыс. названий (Матье, 1889, — цит. по: Тарасенко, 1941). Боркхаузен объединил в самостоятельный вид *M. domestica* Borkh. все сорта и формы, созданные человеком; при этом он выделил из древесных яблонь *M. sylvestris* все кустарниковые формы в вид *M. frutescens* Borkh.; они дают много корневых отпрысков, а по остальным признакам, как отмечает автор, «я не найду никакого отличия от обыкновенной лесной яблони» (Borkhausen, 1800—1803 : 1268). Он также описал новый вид — яблоню опушенную *M. dasyphylla* Borkh. В диагнозе он отметил, что этот вид так же, как и *M. sylvestris*, растет в лесах, но отличается от последней более высоким ростом, реже образует колючки, имеет крупные, войлочноопушенные снизу листья, короткие, сильно опушенные цветоножки. Плоды крупнее и созревают немного раньше, чем у лесной яблони, желтые, с красноватым румянцем и более приятным вкусом. Боркхаузен перевел из рода *Pyrus* в род *Malus* и яблоню раннюю *M. praecox* (Pall.) Borkh. В своей работе название *M. pumila* он не упоминает. Видовой состав яблони изучил Кох (1869). Он объединил в *M. pumila* 5 форм яблонь: 1) Johannisapfel: листья вытянутые и суженные с обоих концов, с незначительным опушением снизу; плод продолговатый, желтый, созревает в июне—июле; 2) Splittapfel (Süssapfel) — дикая сладкая скороспелка; листья более короткие, с войлочным опушением, плоды созревают несколько позднее; образует меньше корневых отпрыс-

ков; 3) Kornapfel (Jakobsapfel): листья сильно опушенные, плоды шаровидные, соломенно-желтые, без аромата, кисловатые; 4) Heckapfel (*M. frutescens* Borkh.) — кустарниковая яблоня; листья округлые, совершенно голые, образует большую поросль; 5) Feigenapfel (*P. dioica* Münch.) — фиговая безлепестная яблоня.

M. dasyphylla Кох отожествляет с *M. tomentosa* Koch. Диппель (1893) объединил все яблони в один вид *M. communis* с 4 подвидами и 3 формами: subsp. *sylvestris* (Holzapfel, Essigapfel), subsp. *dasyphylla* (Filzapfel), subsp. *paradisiaca* (Johannisapfel), f. *sieversii*, subsp. *mitis* (Süssapfel), f. *nigra* с кисло-сладкими черновато-коричневыми плодами около 3—3.5 см в диаметре и f. *dioica*.

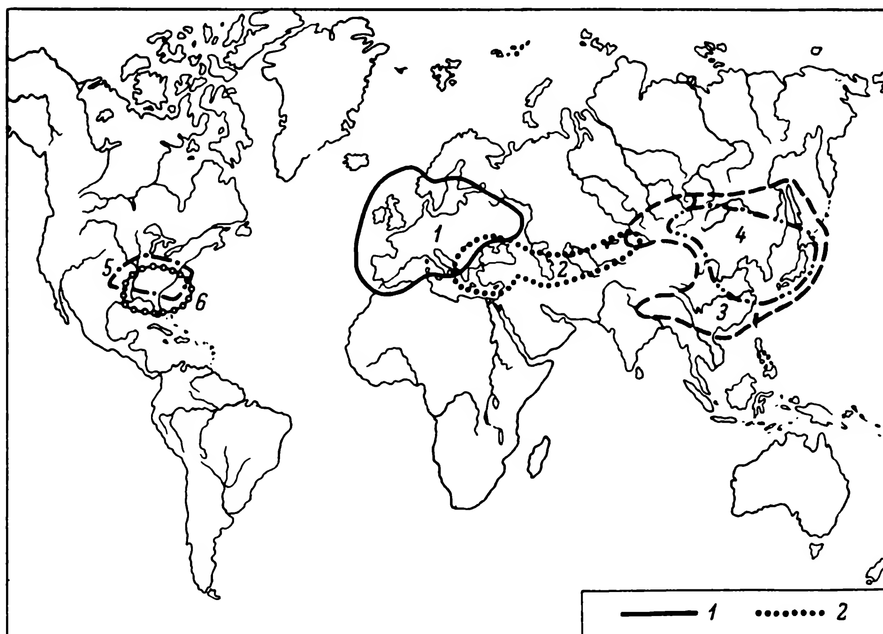


Рис. 2. Ареалы основных видов рода *Malus*, по Хеннингу и Терпо (Terpo, 1974).

1 — *Malus sylvestris*, *2* — *M. pumila* (*M. dasyphylla*, *M. praecox*, *M. orientalis*, *M. kirghisorum*, *M. turkmenorum*, *M. hissarica*, *M. niedzwetzkyana*), *3* — *M. baccata*, *4* — *M. prunifolia*, *5* — *M. coronaria*, *6* — *M. angustifolia*.

Много споров вызывала яблоня Сиверса, поэтому мы ее рассмотрим более подробно. Описание и тип яблони Сиверса *Pyrus sieversii* впервые дал Ледебур (Ledebour, 1830, 1844—1846). В диагнозе он сообщает, что это дерево высотой в сажень или в 2 сажени с многочисленными стволами от одного корня. Листья яйцевидные или эллиптические, обратнояйцевидные, тупопильчатые, с остро оттянутой верхушкой, снизу ворсистотонковойлочные, цветки собраны в зонтики. В заключение Ледебур отмечает, что этот вид не похож на кустарниковую *P. praecox* Pall.

Приведенное описание яблони во флоре Алтая (Ledebour, 1830) дало повод другим авторам (Кох, 1869; Диппель, 1893, и др.) писать об ее произрастании в Сибири и на Алтае.

Многие систематики группировали формы и разновидности в сборный вид *M. pumila*. Так, Шнейдер (Schneider, 1906) объединил под названием *M. pumila* некоторые мало распространенные яблони: var. *praecox*, var. *domestica*, var. *paradisiaca*, var. *niedzwetzkyana*, f. *apetala*, f. *pendula*, f. *translucens*, f. *aucubaefolia*.

Этого деления придерживается и Хеннинг (1947). Разные авторы включают в *M. pumila* различное число форм. По Шредеру (1918), к нему относятся: var. *germanica*, var. *gallica* и var. *paradisiaca*. Козьманов (1929)

включает в *M. pumila* 8 разновидностей, а Пашкевич (1938) — три: var. *paradisiaca* Medic., var. *praecox* Pall., var. *major* Pash.

Сборный вид *M. pumila* был удобным для ботаников, так как давал возможность объединять под этим названием мало известные или слабо изученные яблони, например формы с махровыми, полумахровыми, безлепестными или безтычиночными цветками, с различными формами крон и другими морфологическими особенностями. Безлепестность и другие перечисленные признаки не являются видовыми, поэтому такие формы нельзя считать видами. В садоводстве такие формы довольно часто встречаются у ряда сортов и видов яблони (Черненко, 1953; Садовников, 1957; Девятов, 1959; Родионенко, 1960; Чупринюк, 1969; и др.). Это явление обычно объясняется физиологическими нарушениями или генетическими факторами.

В системе Редера (Rehder, 1949) *M. pumila* выделена в серию *Pumilae*, объединяющую различные формы яблонь, в то же время такие важные виды, как лесная яблоня, яблони Средней Азии и Кавказа, в его работе отсутствуют. Шоо (Soó, 1963) относит яблоню низкую к подвиду лесной *M. sylvestris* subsp. *paradisiaca* Soó, а Терпо (Terpo, 1968) считал, что *M. pumila* существует только в культуре. Позднее Терпо (1974) дал карту рода *Malus* (рис. 2), объединив все кавказские и среднеазиатские виды под названием *M. pumila*, что, с нашей точки зрения, неверно.

Недостаточная изученность видового разнообразия яблонь, трудности, встречающиеся при разграничении диких и одичавших форм и их гибридов, большой полиморфизм яблонь, — все это обусловило возникновение названия *M. pumila*. Учитывая все сказанное выше, мы предлагаем исключить видовое название *M. pumila* из числа представителей рода *Malus*.

Выводы

1. У *Malus pumila* нет отличительных видовых признаков, отсутствуют латинский диагноз и гербарный тип.

Высота растений и хорошая способность к вегетативному размножению не могут приниматься за видовые признаки *M. pumila*, так как эти особенности морфологии и биологии могут быть присущи формам любого вида.

2. Изучение видового состава рода *Malus* показало, что яблоня *M. pumila* не имеет определенных местообитаний и ареала.

3. Под названием *M. pumila* искусственно объединяются различные дикорастущие, одичавшие и культурные формы и разновидности мало известных и слабо изученных яблонь, что приводит к путанице.

Во избежание этого следует исключить название *M. pumila* как nom. ambig. из списка дикорастущих видов рода *Malus*.

4. Названия описанных и изученных видов яблонь Средней Азии и Кавказа нет необходимости объединять под названием *M. pumila*.

5. Культурные сорта яблони составляют культигенный вид *M. domestica*, который является законным таксоном, не нуждающимся в замене.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1931). Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 3. — Васильев А. В. (1938). Дикорастущие плодовые и пищевые древесные породы Абхазии. Тр. инст. абхазск. культуры. V. — Васильев В. Ф. (1932). Обзор диких и одичалых плодовых деревьев и кустарников Крыма. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. VIII, 1. — Васильева В. Н. (1974). Плодовые. В кн.: Плодовые, ягодные и орехоплодные растения в Сибири. — Васильченко И. Т. (1948). Дикая гиссарская яблоня как материал для селекции и гибридизации. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, IV. — Васильченко И. Т. (1952). Дикорастущие яблони в Средней Азии. В кн.: Материалы Первого всесоюзного совещания ботаников и селекционеров, II. — Васильченко И. Т. (1963). Новые для культуры виды яблони. — (Васильченко И. Т.) Vassilczenko I. T. (1969). *Malus* Mill. In: Rechinger Flora Iranica, 66. — Винклер Ф. (1913). К истории наших плодовых деревьев. — Гансен Н. Е. (1937). Селекция плодовых куль-

тур в СССР и США. — Гроссгейм А. А. (1935). Флора Кавказа, IV. — Девятов А. С. (1959). Некоторые формы безлепестной яблони. Бот. ж., 44, 11. — Драгавцев А. П. (1966). Плодоводство в Китае. — Жуковский П. М. (1970). Мировой генофонд растений для селекции. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи. — Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана. — Ильина А. Г. (1959). О дикорастущей яблоне Крыма. Тр. Крымск. опытн. станции садоводства, III. — Кичунов Н. И. (1903). Наши плодовые деревья. — Козьманов С. И. (1929). Культивируемые родоначальные и дикие виды яблонь. — Кордон Р. Я., Ф. И. Пехото. (1962). Яблоня. — Косых В. М. (1967). Дикорастущие плодовые породы Крыма. — (Лангенфельд В. Т.) Langenfelds V. (1960). Latvijas RSR Abelu sugas. Latvijas PSR vegetacija, III, Riga. (Виды яблонь Латвийской ССР. В кн.: Растительность, III). — Лангенфельд В. Т. (1970). Род *Malus* Mill. (систематика, география, филогения). — Лихонос Ф. Д. (1936). Селекция яблони. — Лихонос Ф. Д. (1974). Обзор видов в роде *Malus* Mill. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 52, 3. — Маевский П. (1917). Флора Средней России. — Митев Д. И. (1973). Интересна форма нискостъблена ябълка, Природа, 3, София. — Никифоров М. Г. (1911). Выносливые подвои для яблонь. Прогрессивное садоводство и огородничество, 14—17. — Остроухова С. А. (1960). Местная туркменская яблоня. Садоводство, 6. — Паллас П. С. (1786). Описание растений Российского государства с их изображениями, I. — Пашкевич В. В. (1911). Плодовое сортоведение, или помология на новых началах. — Пашкевич В. В. (1912). Плодовые деревья, родоначальные формы и дикие родичи. — Пашкевич В. В. (1938). Яблоня. Природа, 5. — Пашкевич В., А. Сигов. (1928). Дикие формы яблонь Чимгана. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18, 4. — Пономаренко В. В. (1972а). Сибирская ягодная яблоня в Забайкалье. Растит. ресурсы, VIII, 1. — Пономаренко В. В. (1972б). Новый подвид маньчжурской яблони. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 46, 2. — Пономаренко В. В. (1972в). Систематическое положение *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. Бот. ж., 57, 10. — Пономаренко В. В. (1973). Ботанико-географические и таксономические данные о *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. Бот. ж., 58, 11. — Пономаренко В. В. (1974а). К интродукции *Malus sieboldii* (Reg.) Rehd. на Сахалине. Бюлл. Гл. бот. сада, 93. — Пономаренко В. В. (1974б). О таксономии и географии некоторых видов яблони. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 52, 3. — Пономаренко В. В. (1975). Материалы к познанию яблонь Кавказа. Бот. ж., 60, 1. — Попов М. Г. (1928—1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 22, 3. — Попова Г., М. Попов. (1925). Дикая яблоня и алыча в горах Чимгана. Бюлл. Ср.-Аз. Гос. унив., II. — Родионенко А. Я. (1960). Интересная форма яблони. Садоводство, 1. — Садовников Г. И. (1957). Аномальный цветок яблони. Природа, 1. — Серегин Н. Ф. (1962.) Интересная форма яблони. Садоводство, 10. — Скибинская А. М. (1966). Историческая география рода *Malus*. Бюлл. Гл. бот. сада, 61. — Сюбаров А. Е. (1968). Яблоня. — Тарасенко Г. Г. (1941). Яблоня. — Теофраст. (1951). Исследование о растениях. — Трусевич Г. В. (1964). Подвои плодовых пород. — Туркин В. А. (1954). Использование дикорастущих плодово-ягодных и орехоплодных растений. — Углицких А. Н. (1932). Элементы методики морфологического распознавания диких яблонь. Тр. Северо-Кавказск. инст. спец. техн. культур, 1. — Федоров Ал. А., О. М. Полетико. (1954). Род яблоня. Деревья и кустарники СССР, III. — Федоров Ал. А., Ан. А. Федоров. (1949). Яблоня южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса южной Киргизии и их использование. — Федченко Б. А., А. О. Флеров. (1910). Флора Европейской России. — Хедрик У. П. (1937). Помология. — Черненко Е. С. (1953). Безлепестковая яблоня. Природа, 12. — Чупринюк В. (1969). Яблоня с безлепестковыми цветками. Садоводство, 7. — Шредер Р. И. (1918). Русский огород, питомник и плодовый сад. — Юзепчук С. В. (1939). Род *Malus* Mill. Флора СССР, IX. — Bailey L. H. (1919). The standard encyclopedia of horticulture, V. — Borkhausen M. (1800—1803). Theoretisch-praktisches Handbuch der Forstbotanik, 2. — Browicz K. (1972). Flora of Turkey, 4. — Dippel L. (1893). Handbuch der Laubholzkunde, V, 3. — Dodoens R. (1583). Stirpium historiae pemptades Sex. sive libri XXX. Antverpiae, ex officina Christophori Plantini. — Gerard J. (1597). The Herball or General Historie of Plantes. London. — Hegi G. (1921—1923). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, IV, 2. — Henning W. (1947). Morphologisch-systematische und genetische Untersuchungen an Arten und Artbastarden der Gattung *Malus*. Züchter, 17/18 Jahrg., H. 10/12. — Koch K. (1869). Dendrologie. — Koehne E. (1893). Deutsche Dendrologie. — Ledebour C. F. (1830). Flora Altaica, 2. — Ledebour C. F. (1844—1846). Flora Rossica, 2. — Linné C. (1753). Species plantarum. — Miller Ph. (1768). The gardner dictionary. Ed. VIII. — Ohwi J. (1966). Flora of Japan. — Pallas P. S. (1773). Reise durch verschiedene Provinzen des Russisches Reiches, II. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs. — Schneider C. (1906). Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, I. — Soó R. (1963). Species et combinationes novae Florae Europae Praecipue Hungariae, I. ActaBot. Acad. Sci. Hung., IX, 3—4. — Terpo A. (1968). *Malus* Miller. Flora Europaea, 2. — Terpo A. (1974). Cyümölcstermö növényeink rendszertana es földrajza. A gyümölcstermesztés alapjai. — Wilcox A. (1960). The apple-systematics. Handbuch Pflanzenzüchter, 6, 2 Aufl. — Wilson E. H. (1916). Plant Wilsonlanae an enumeration of the woody plants collected in Western China for the Ar-

nold Arboretum of Harvard university during the Years, 2. — Y ü T e - t s u n, Y e n C h e n - l u n g. (1956). Study on the Chinese species of genus *Malus*. Acta phytotaxonomica Sinica, 2.

Всесоюзный
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 4 III 1975.

SUMMARY

The paper deals with the problems of origin, geography, morphology and taxonomy of *Malus pumila*. The conclusion was drawn that under the name of *Malus pumila*, researchers in different countries had united poorly studied wild-growing species, forms and varieties, strains and hybrids of *Malus domestica*, as well as stunted forms used in horticulture as rootstocks. At present, as sufficient knowledge on specific composition in the genus *Malus* has been accumulated, it becomes clear that this taxon does not exist. To avoid confusion, the author proposes to exclude *M. pumila* from the list of wild species of the genus *Malus*.

УДК 581.524.4 : 581.526.426(571.16)

С. М. Горожанкина, В. Д. Константинов

О РАСЧЛЕНЕНИИ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ В ПРЕДЕЛАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

S. M. GOROZHANKINA, V. D. KONSTANTINOV. ON SUBZONAL DIVISION OF FOREST ZONE IN THE TOMSK REGION

В результате комплексных почвенно-геоботанических исследований изучена структура зонального почвенно-растительного покрова Томской области. В соответствии с этим составлены обобщенные топоэкологические профили с отображением топографических и географических связей фитоценотической структуры темнохвойных лесов. К югу от северных границ области отмечается существенное изменение структуры тайги и связанных с нею почв. Выделяются три широтных полосы, каждая из которых характеризуется своим типом экологического ряда зонального почвенно-растительного покрова. Предложенная схема подзонального расчленения Томской области дополняет и уточняет расчленение южной окраины лесной зоны Западной Сибири.

В настоящем сообщении излагаются результаты комплексных почвенно-геоботанических исследований, имеющих целью уточнение подзонального расчленения таежной части Западной Сибири.

Б. Н. Городков (1916) выделил на территории Западной Сибири в пределах лесной зоны кедрово-болотистую и урманно-болотистую подзоны на основе климатически-формационных признаков зональной растительности. Позднее группой исследователей во главе с Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавой была предложена схема (Геоботаническое районирование СССР, 1947), на которой для рассматриваемой территории выделены широтные отрезки — полосы, отражающие смену формаций древесной растительности и подчиненных ярусов лесных сообществ в направлении с севера на юг. В частности, на схеме территориально разграничены темнохвойные леса с зеленомошным и травяным напочвенным покровом.

Термины «северная», «средняя» и «южная тайга» предложены впервые Ю. Д. Цинзерлингом (1932) для подразделения таежных лесов северо-запада европейской части СССР в связи с изменением их структуры в меридиональном направлении. В региональной работе М. Ф. Елизарьевой (1951) на основе структурных особенностей таежных лесов Томской области были выделены северная и южная подзоны, совпадающие с подзонами Городкова. Новейшее подзональное расчленение лесной зоны Западной Сибири принадлежит В. Б. Сочаве с сотрудниками (Сочава и др., 1953; Сочава, 1956), которые, следуя за Цинзерлингом, установили подзоны северной, средней и южной тайги. Основными критериями этого расчленения являются формационные различия зональной растительности и некоторые ее структурные особенности, а именно — увеличение лесообразующей роли пихты с продвижением к югу и возрастание участия трав в напочвенном покрове. Данная схема положена в основу геоботанической карты СССР масштаба 1 : 4 000 000, выпущенной в 1954 г. под общей редакцией Лавренко и Сочавы. Однако в связи с недостаточной изученностью фитоценотической структуры и географии основных типов фитоценозов таежных лесов Западной Сибири, а в ряде случаев из-за отсутствия геоботанических материалов в литературе до сих пор не приводятся четкие качественные критерии разграничения подзон тайги; вследствие

этого их границы на геоботанической карте СССР масштаба 1 : 4 000 000 показаны до известной степени приближенно.

Западносибирская тайга в сравнении с европейской характеризуется некоторыми специфическими чертами. В силу исторических причин и современных климатических условий на большей части лесной зоны здесь отсутствуют неморальные элементы, широко распространенные в подлеске и напочвенном покрове европейских ельников. Темнохвойные леса Западной Сибири большей частью имеют полидоминантные древостои, включая в основном две формации: кедровую (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.) и пихтовую (*Abies sibirica* Ledeb.). Ельники (*Picea obovata* Ledeb.) распространены крайне ограничено. Ядро таежных формаций составляют кустарничково-зеленомошные и кустарничковые типы (Поварницын, 1944, 1956, 1959; Крылов, 1961; Шумилова, 1962).

Структурно-фитоценотические особенности западносибирских таежных лесов, положенные в основу их подзонального разделения, тесно сопряжены с неоднородностью в меридиональном направлении почвенного покрова, которая была отмечена еще М. А. Винокуровым и К. П. Горшениным (1931). Эти авторы в составе зоны подзолистых почв выделили две полосы: северную — первичноподзолистых и южную — вторичноподзолистых почв. Позднее по аналогии с ботанико-географическим расчленением таежная территория Западной Сибири была разделена почвоведами на подзоны северотаежных, среднетаежных и южнотаежных почв (Розов, 1954; Герасимов и др., 1963; Почвенное районирование СССР, 1962). Однако почвенный покров лесной зоны данной территории, особенно северных районов, еще недостаточно изучен, вследствие чего границы почвенных подзон являются во многом спорными, в ряде случаев априорно «подтянутыми» к ботанико-географическим. Об этом свидетельствуют почвенно-географические исследования последних лет (Уфимцева, 1969, 1970; Караваева, 1970; Добровольский и др., 1969, 1970).

Детальные почвенно-геоботанические исследования проведены нами в таежной части Томской области с целью изучения фитоценотической структуры зональной растительности, ее приуроченности к почвам и географии основных типов фитоценозов, на которой строится подзональное расчленение таежной территории. Геоботаническая часть выполнена С. М. Горожанкиной, почвенная — В. Д. Константиновым.

Томская область охватывает подзоны средней и южной тайги. Отличительной особенностью этой территории является высокая степень заболоченности. На долю верховых сфагновых болот приходится около 30% площади, а в бассейнах рек Тыма и Кети и на южном левобережье Оби, куда заходят отроги Большого Васюганского болота, заболоченность составляет более 50%. Лесная растительность, занимающая примерно 57% площади, приурочена к приречным дренируемым участкам. На песчаных отложениях современной и древней гидрографической сети формируются сосновые леса, сосредоточенные в основном на правобережье Оби. Зональная темнохвойная тайга, тяготеющая к почвам среднего и тяжелого механического состава, в настоящее время почти вдвое уступает по площади вторичным березнякам и осинникам, возникающим на месте вырубок и гарей. Тайга представлена в основном древостоями с преобладанием кедра или пихты, значительно реже — ели. Более чем наполовину она сложена влажными моховыми типами леса — гилокомиевыми и сфагновыми; таежные леса с травяным напочвенным покровом сосредоточены в южной половине области, главным образом — в бассейне реки Чулыма.

Нами проделан ряд маршрутов с детально-профильным обследованием в бассейнах всех основных притоков Оби. В результате этих исследований составлены обобщенные схематические топоэкологические профили (рис. 1, *А*, *Б*), охватывающие все разнообразие условий произрастания темнохвойных лесов в направлении с севера на юг и с запада на восток. На профилях показаны особенности тайги в связи с рельефом, почвами и литологией почвообразующих пород. Основные таксономические

Единицы растительности нами приняты в объеме единиц классификации таежных лесов Сибири, предложенной Л. В. Шумиловой (1962).

По характеру фитоценотической структуры тайги и особенностей связанного с ней зонального почвенного покрова каждый профиль можно разделить на две части — северную и южную, между которыми выделяется переходная полоса, имеющая различную протяженность в меридиональном направлении на правобережье и левобережье Оби.

Обобщенный профиль для левобережья Оби (рис. 1, *А*) охватывает территорию от низовьев р. Ларь-Ёгана на севере до верховьев р. Чаи на юге. На северном отрезке профиля от р. Ларь-Ёгана до р. Васюган, включая долину последнего, отличительными особенностями почв являются широкое развитие длительно-сезонномерзлотных процессов и слабая выраженность оподзоленности в результате развития глеевого процесса. В ряду зональных почв преобладают подзолисто(поверхностно- и грунтово)-глееватые и глеевые, имеющие у поверхности слабодерновый или слаботорфянистый горизонт. Они формируются под тайгой на повышенных, относительно хорошо дренируемых элементах рельефа. В особо благоприятных гидротермических условиях — прирусловых поймах мелких таежных рек, по резко очерченным вершинам грив на водоразделах — изредка встречаются дерново(мелкодерново)-подзолистые глееватые почвы. Значительные площади приходятся на долю гидроморфных и полугидроморфных почв, занимающих различные депрессии и плоские элементы поверхности.

Отметим особенности фитоценотической структуры тайги. На водоразделах и речных террасах безраздельно господствуют кедровники с небольшой (до 2 единиц) примесью пихты в древостое, представленные на плакорах брусннчно-гилокомиевыми типами. Очень широко распространены также хвощово (*Equisetum sylvaticum* L.)-гилокомиевые кедровники, формирующиеся обычно в контакте с заболоченными лесами. Заболоченная тайга включает в основном хвощово (*E. sylvaticum*)-сфагновую и осоково (*Carex globularis* L.)-сфагновую ассоциации, приуроченные к торфянисто-глеевым и торфянисто-подзолисто-глеевым почвам с неглубоким (30—35 см от поверхности мохового покрова) залеганием верховодки. Центральным типом леса является кедровник бруснично-гилокомиевый на подзолистых иллювиально-гумусовых грунтово-глееватых почвах.

Приводим краткую геоботаническую характеристику этого типа леса. Древостой 8К 2П + Е; полнота 0.7—0.8; класс бонитета II—III. Подлесок редкий (покрытие 3—5%) из *Sorbus aucuparia* L. с примесью *Rosa acicularis* Lindl. Травяно-кустарничковый ярус (общее покрытие 55—60%) сложен видами: *Vaccinium vitis-idaea* L. — cop_2; *Dryopteris pulchella* L. — sp; *Linnaea borealis* L. — cop_1; *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt — sp; *Equisetum sylvaticum* L. — sp; *Trientalis europaea* L. — sp. Мощный и плотный моховой покров из *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG. с незначительной примесью *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Polytrichum commune* Hedw. имеет покрытие 95—100%.

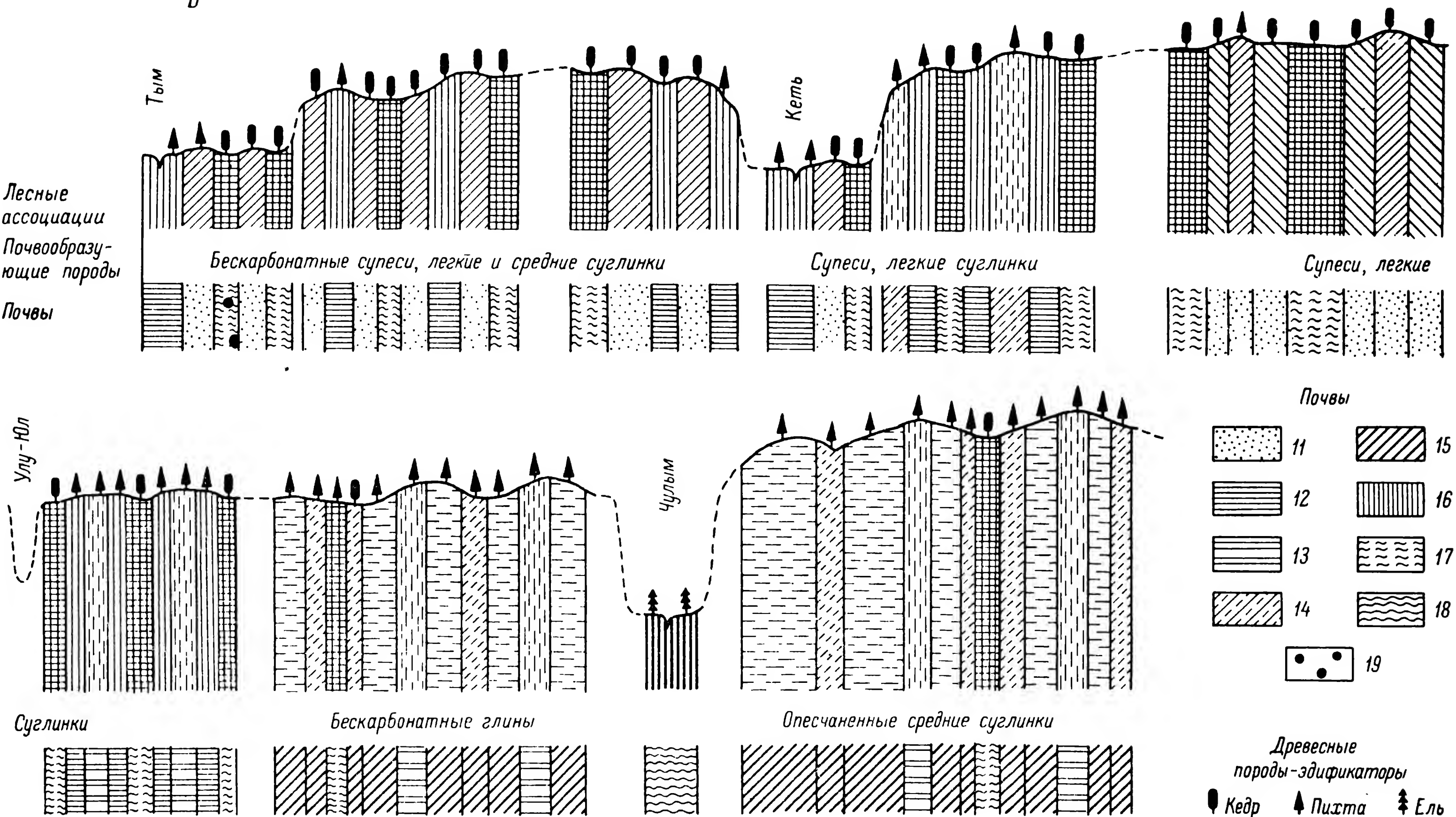
Пихтовая и еловая формации имеют здесь подчиненное значение и связаны в своем распространении с дерново-подзолистыми почвами. Пихтарники и ельники распространены небольшими островками вдоль русел мелких рек, где представлены фитоценозами гилокомиевого цикла (в объеме единиц классификации Л. В. Шумиловой), включая мелкотравно-гилокомиевые и хвощово (*E. pratense* Ehrh.)-гилокомиевые ассоциации. Проведенный нами анализ естественного возобновления под материнским пологом свидетельствует о том, что пихтарники и ельники являются недолговечными образованиями, мигрирующими вслед за перестройкой речного русла. По мере отступания реки они сменяются кедровниками.

Следующий отрезок рассматриваемого профиля от правобережья р. Васюгана до широты среднего течения р. Нюрольки охватывает территорию, сложенную карбонатными суглинками и глинами, что обусловливает более благоприятный термический режим почв. В составе зональной растительности преобладают бруснично-гилокомиевые кедров-

А

Рис. 1. Распределение зональной лесной растительности в зависимости от мезорельефа и характера почв по условной линии с севера на юг (обобщенные профили).

А — распределение на левобережье р. Оби.
Серии ассоциаций: *1* — осочковая, *2* — вейниковая, *3* — папоротниковая, *4* — осочково-гилокомиевая, *5* — мелкотравно-гилокомиевая, *6* — бруснично-гилокомиевая, *7* — хвощово-гилокомиевая, *8* — кустарничково-мшистая, *9* — сфагновая, *10* — пойменная травяная.



Б — распределение на правобережье.

Почвы: *11* — подзолисто-глеевые, *12* — слабодерновоподзолисто-глееватые, *13* — дерново-подзолистые, *14* — дерново-вторичноподзолистые, *15* — дерново-подзолистые иллювиально-гумусовые, *16* — серые лесные, *17* — болотные, *18* — пойменные иловато-болотные и перегнойно-глеевые; *19* — длительная сезонная мерзлотность.

ники. Хвощово-гилокомиевый покров как показатель холодных, сильно оглеенных почв здесь нетипичен. На широте среднего течения р. Нюрольки, где почвообразующие породы представлены карбонатными и бескарбонатными лёссовидными суглинками, намечаются первые признаки изменения качественной структуры почвенно-растительного покрова. На речных террасах заметно возрастают площади дерново-подзолистых почв, профиль которых довольно четко дифференцирован на элювиально-иллювиальные горизонты с признаками глубинного оглеения. На повышенных элементах рельефа под тайгой формируются подзолы или сильно подзолистые почвы. Однако малейшие понижения рельефа обусловливают формирование торфянисто-подзолисто-глеевых и торфяно-глеевых почв, а по более глубоким депрессиям — торфяно-глеевых или даже торфяников небольшой мощности. По мере удаления от дренирующей речной сети глеевые процессы резко усиливаются и профиль зональных почв классифицируется как подзолисто-глеевый.

В растительном покрове параллельно с отмеченными особенностями почвенного покрова наблюдаются заметные сдвиги в сторону увеличения лесообразующей роли пихты на плакорах и повышения роли трав в напочвенном покрове при одновременном снижении обилия кустарничков и мхов. На этой территории доминирует мелкотравно-гилокомиевая тайга с преобладанием в древостое кедра или пихты. Фитоценотически мелкотравно-гилокомиевые пихтарники и кедровники очень схожи и разнятся лишь по процентному участию эдификаторов. Это высокобонитетные сообщества с полнотой 0.8, имеющие изреженный подлесок из рябины и шиповника. Напочвенный покров сложен таежными тенелюбами: *Majanthemum bifolium* — cop_1; *Oxalis acetosella* L. — cop_{1-2}; *Linnaea borealis* — cop_1; *Trientalis europaea* — cop_1; *Dryopteris pulchella* — sp; *Stellaria bungeana* Fenzl — cop_1; *Viola selkirkii* Pursh — sp. Общее покрытие равняется 60—65%. Моховой покров представлен *Hylocomium splendens*; проективное покрытие 80—90%. На более высоких и хорошо дренируемых участках (чаще на речных террасах) встречаются приуроченные к почвам с хорошо выраженным дерновым процессом осочково (*Carex macroura* Meinsh.)-гилокомиевые пихтарники. Последние для данного отрезка профиля можно рассматривать как центральный тип леса.

Южнее, на участке профиля, охватывающем верховья рек Чижапки и Нюрольки, отмечается дальнейшее расширение площадей дерново-подзолистых почв на плакорах. Отличительными особенностями почв этой территории являются: повышенная трофность, обусловленная в значительной степени карбонатностью почвообразующих пород; широкое распространение почв со вторым гумусовым горизонтом; ослабление глееобразования в почвах автоморфных ландшафтов. Удаленность от дренирующей речной сети не является определяющей для почвообразовательных процессов. На речных террасах и вершинах грив на водоразделах формирование почв идет по дерново-подзолистому типу. В слабовыраженных долинах ручьев при ослабленной дренированности формируются лугово-лесные почвы со вторым гумусовым горизонтом. В сырых низких поймах и невысоких надпойменных террасах с проточным типом увлажнения довольно обычны перегнойно-глеевые и иловато-болотные почвы.

В составе зональной растительности отмечается дальнейшее усиление эдификаторной роли пихты: на плакорах господствует пихтовая тайга, приуроченная к дерново-подзолистым и вторичноподзолистым почвам. Роль кедра в подобных условиях обитания неустойчива, и его формация в целом смещена на слабодренируемые элементы рельефа. В соответствии со степенью увлажнения эколого-фитоценотические ряды зональной растительности характеризуются чередованием мелкотравных и гилокомиевых типов леса с заболоченными сфагновыми. Экологический оптимум пихты как эдификатора ограничен ассоциациями осочкового цикла (с доминированием *Carex macroura* Meinsh.), включающего осочковую, мелкотравно-осочковую и хвощово(*E. pratense*)-осочковую ассоциации. По мере увеличения влажности почвы (вниз по профилю местности) отмечается

экологический ряд — осочковые пихтарники, далее мелкотравно-гилокомиевые пихтарники и, наконец, хвощово(*E. sylvaticum*)-гилокомиевые, занимающие нижнюю экологическую ступень ряда формации и формирующиеся чаще на контакте с заболоченными сфагновыми лесами. Центральным типом леса является пихтарник осочковый. Состав его древостоя 9П 1К+Е; полнота 0.6—0.7; класс бонитета I—II; подлесок довольно обильный с сомкнутостью 0.2, сложен кустарниками *Sorbus aucuparia*, *Caragana arborescens* Lam., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Rubus idaeus* L.; в примеси — *Lonicera altaica* Pall., *Daphne mezereum* L., *Ribes hispidulum* Pojark. Напочвенный покров из небольшого числа видов с общим проективным покрытием 85—90% состоит из *Carex macroura* — cop_3 с примесью *Calamagrostis obtusata* Trin. — sp и таежного мелкотравья — *Oxalis acetosella* — cop_1, *Stellaria bungeana* — sp; *Majanthemum bifolium* — sol. Кедровая формация представлена преимущественно заболоченными хвощово(*E. sylvaticum*)-сфагновой и вейниково(*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.)-сфагновой ассоциациями на почвах болотного ряда. В низких поймах на иловато-болотных и перегнойно-глеевых почвах формируются пойменные травяные ельники.

Южный отрезок профиля в верховьях рек Парабели и Чаи в отношении структуры зонального почвенно-растительного покрова аналогичен верховьям рек Чижапки и Нюрольки. На плакорах абсолютное господство принадлежит пихте, наблюдается увеличение площадей суходольной осочковой тайги. Кедровая формация смещена в заболоченные депресси за пределами экологического оптимума пихты.

Таким образом, обобщенный профиль левобережья Оби выявляет четкие закономерности сопряженных изменений фитоценотической структуры тайги и связанных с нею зональных почв в направлении с севера на юг. Качественный перелом в строении почвенно-растительного покрова намечается на широте среднего течения р. Нюрольки.

Правобережье Оби (рис. 1, *Б*) по литологии значительно отличается от ее левобережной части. Почвообразующие породы здесь на большей площади представлены бескарбонатными супесями и легкими суглинками, что определяет некоторые черты своеобразия в строении почвенного и растительного покрова. Зональные почвы северного правобережья в бассейне р. Тыма отличаются более благоприятным термическим режимом, чем на левобережье в бассейне р. Ларь-Ёгана. Длительно-сезонномерзлые грунты зафиксированы лишь в заболоченных поймах рек. При условии нормальной дренированности почвы имеют яркие признаки подзолистого процесса; оглеение в основном глубинное.

Северная часть профиля до долины р. Кети с точки зрения структуры зональных почв и таежной растительности характеризуется в целом теми же закономерностями, что и северное левобережье. На плакорах с подзолисто-глеевыми почвами господствуют гилокомиевые кедровники. Хвощово-гилокомиевые типы леса, широко распространенные на левобережье, здесь нетипичны, что обусловлено, по-видимому, более легким механическим составом грунтов. В свою очередь междуречье рек Тыма и Кети отличается более широким распространением мелкотравно-гилокомиевых кедровников и пихтарников, формирующихся на приподнятых, хорошо прогреваемых элементах рельефа. Центральным типом леса является кедровник бруснично-гилокомиевый. Заболоченная тайга сфагнового цикла ассоциаций занимает довольно большие площади и приурочена к различным депрессиям.

Левобережная часть долины р. Кети по характеру таежных лесов и связанных с ними почв резко контрастирует с прилегающими территориями к северу и югу от нее. На хорошо дренируемых террасах р. Кети довольно часто встречаются осочковые пихтарники и кедровники, приуроченные к дерново-подзолистым почвам. По понижениям рельефа они сменяются гилокомиевой и далее сфагновой тайгой. Лесообразующая роль пихты и кедра на плакорах примерно одинакова. Центральным типом леса следует считать кедровник мелкотравно-гилокомиевый.

Отмеченное явление носит как бы экстразональный характер: далее к югу на слаборасчлененном и сильно заболоченном водоразделе рек Кети и Улу-Юла таежные леса и почвы вновь обретают типично «северный» облик. На плакорах господствуют бруснично-гилокомиевые кедровники, приуроченные к подзолисто-глеевым почвам. По склонам грив их сменяют кедровники кустарничково-мшистые (сфагново-зеленомошные), а в заболоченных депрессиях рельефа — сфагновые. Доля пихтарников ничтожна, они встречаются в исключительно благоприятных условиях дренированности и представлены бруснично-гилокомиевыми типами леса.

К югу от русла р. Улу-Юл наблюдается резкий качественный перелом в строении почвенно-растительного покрова. Здесь преобладают дерново-подзолистые почвы, формирующиеся под осочковыми пихтарниками, которые и составляют ядро темнохвойных формаций. По понижениям рельефа осочковые пихтарники сменяются гилокомиевыми. Нижние, наиболее увлажненные ступени эколого-фитоценотического ряда тайги занимают кедровники сфагновой подгруппы ассоциаций, приуроченные к депрессиям поверхности.

Последний отрезок профиля охватывает бассейн среднего и верхнего течения р. Чулыма. Территория характеризуется в целом более тяжелым механическим составом почвообразующих пород (средние и тяжелые суглинки), значительной расчлененностью поверхности и низкой степенью заболоченности. Структурные элементы мезорельефа представляют собой не гривы, как на большей части территории области, а широкие плоские увалы, разделенные узкими и довольно глубокими ложбинами стока, которые обеспечивают хороший дренаж. Зональный почвенный покров сложен относительно высокотрофными дерново-подзолистыми иллювиально-гумусовыми и дерново-вторичноподзолистыми почвами. По днищам межувальных ложбин формируются почвы болотного ряда, занимающие в целом небольшие площади.

Таежная растительность отличается своеобразием. На плакорах безраздельно господствуют крупнотравные пихтарники. Пышный травяной покров под пологом темнохвойных пород свидетельствует о повышенной трофности почв. Опишем распределение ассоциаций по элементам мезорельефа. Наиболее повышенные и резко очерченные элементы рельефа заняты осочковыми пихтарниками, площади которых в целом незначительны. Наиболее широко распространены пихтарники вейникового цикла ассоциаций с доминированием *Calamagrostis obtusata*. На отрицательных элементах рельефа с проточным типом увлажнения, поймах таежных речек и ручьев распространена крупнотравная папоротниковая пихтовая тайга с мощным ярусом лесных папоротников (*Dryopteris spinulosa* (Muell.) Kuntze, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Struthiopteris filicastrum* All. и др.). Гилокомиевый покров под темнохвойными породами на этой территории в целом нетипичен; в экологическом ряду переход от суходольных типов леса к заболачивающимся сфагновым осуществляется не через зеленомошные фитоценозы, как на южном левобережье Оби, а через влажные крупнопапоротниковые типы леса.

Кедровая формация в бассейне р. Чулыма имеет подчиненное значение и представлена сильно фрагментированными небольшими массивами с ассоциациями сфагнового цикла, сосредоточенными в заболоченных межувальных депрессиях на почвах болотного ряда с режимом слабой проточности. В поймах мелких рек и ручьев с проточным увлажнением произрастают влажные травяные ельники. Ядро темнохвойных формаций здесь представляют пихтарники вейникового цикла ассоциаций, среди которых центральным типом леса является пихтарник мелкотравновейниковый на почвах дерново-подзолистых иллювиально-гумусовых. Приведем его краткую геоботаническую характеристику.

Состав древостоя 10П+Е+К, класс бонитета II—III. Подлесок довольно обильный (сомкнутость до 0.3), представлен *Sorbus aucuparia*, *Padus racemosa*, *Rubus idaeus* с примесью *Daphne mezereum* и *Ribes hispidulum*. В напочвенном покрове доминирует *Calamagrostis obtusata* — cop_2

при участии *Carex macroura* — cop_1. Общее проективное покрытие 98—100%. Довольно разнообразно представлена группа таежного крупнотравья: *Aconitum excelsum* Reichb. — r; *Milium effusum* L. — r; *Aegopodium podagraria* L. — sol; *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch — r; *Thalictrum minus* L. — sol; *Dryopteris spinulosa* — r; *Athyrium filix-femina* — r; *Cacalia hastata* L. — r; *Delphinium elatum* L. — r и др. В нижних подъярусах травяного покрова довольно обильно таежное мелкотравье: *Oxalis acetosella* — cop_2; *Circaea alpina* L. — cop_1; *Majanthemum bifolium* —

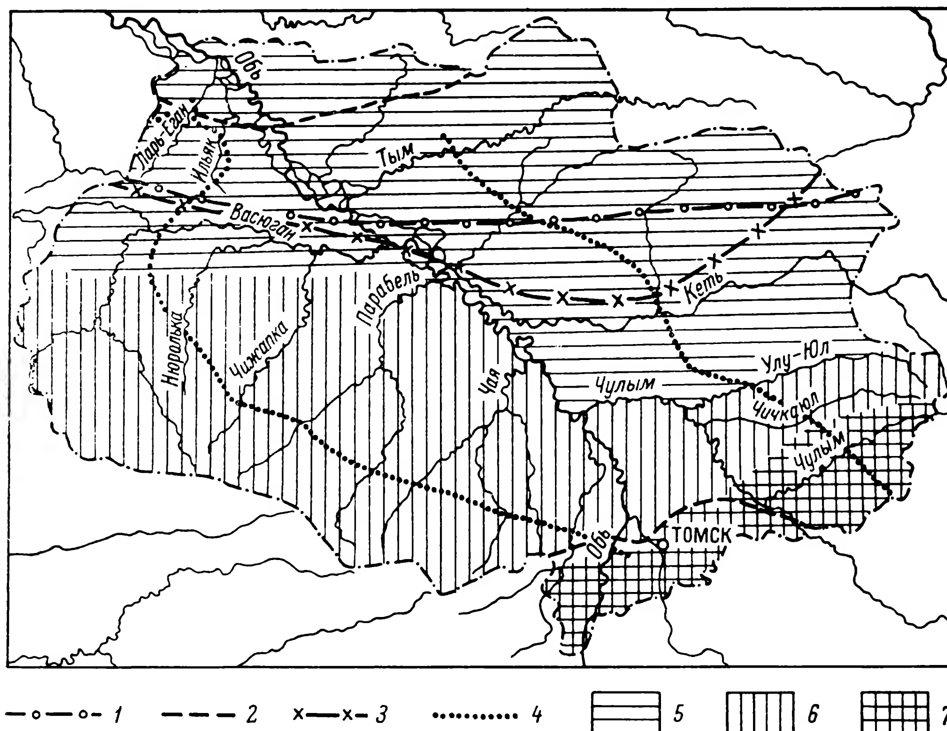


Рис. 2. Подзональное расчленение Томской области.

1 — граница между подзонами кедрово-болотистой и урманно-болотистой по Б. Н. Городкову (1916); 2 — границы между полосами осветленных темнохвойных лесов, зеленомошных темнохвойных лесов и дубравно-темнохвойных лесов по «Геоботаническому районированию СССР» (1947); 3 — граница между подзонами средней и южной тайги по «Геоботанической карте СССР» (1954); 4 — положение обобщенных схематических профилей; 5 — подзона средней тайги; 6 — подзона южной тайги; 7 — территория распространения вейниковой пихтовой тайги (4—7 — данные С. М. Горожанкиной и В. Д. Константинова).

cop_1; *Stellaria bungeana* — cop_1; *Viola uniflora* L. — sp; *Cortusa brotheri* Pax ex Lipsky — sp.

Анализ обобщенных профилей показывает, что таежные леса и сопряженные с ними зональные почвы в направлении с севера на юг обнаруживают существенные изменения в структуре. Возрастает эдификаторная роль пихты и увеличивается фитоценотическая значимость трав в напочвенном покрове при одновременном снижении роли мхов и кустарничков. В северных районах господствуют кустарничково-гилокомиевые кедровники (в основном бруснично-гилокомиевые) на подзолисто-глееватых и подзолисто-глеевых почвах. Пихтовая тайга имеет фитоценотически подчиненное значение. В южных районах области на плакорах с дерново-подзолистыми и дерново-вторичноподзолистыми почвами широко распространена травяная пихтовая тайга, по отношению к которой фитоценозы с моховым покровом имеют экологически подчиненное значение. Кедр формирует самостоятельные насаждения главным образом в заболоченных депрессиях рельефа, за пределами экологической амплитуды пихты.

В соответствии со структурными особенностями таежных лесов и их почв нами предлагается подзональное разделение территории Томской

области (рис. 2), несколько отличающееся от разделения В. Б. Сочавы. Выделены три широтных отрезка — полосы: 1) подзона средней тайги, охватывающая север области с господством на плакорах бруснично-гилокомиевых кедровников; 2) подзона южной тайги, занимающая среднюю и почти всю южную часть области, с господством на плакорах травяной пихтовой тайги в составе осочкового цикла ассоциаций; 3) полоса, охватывающая крайний юго-восток области в районе «погруженных» отрогов Кузнецкого Ала-Тау и северной окраины Приобской возвышенности, с господством крупнотравных пихтарников в составе вейникового цикла ассоциаций, по-видимому, представляющих собой переход от равнинной тайги к горной. Эта полоса территориально почти соответствует полосе дубравно-темнохвойных лесов на схеме геоботанического районирования СССР (1947). На «Геоботанической карте СССР» (1954) этот момент не нашел отражения, так как юго-восточная часть Томской области отнесена на ней к подзоне лиственных лесов. Последнее обусловлено, по-видимому, тем, что южные, давно освоенные районы области более всего подвержены антропогенному воздействию. Вследствие этого зональная растительность данной территории большей частью нарушена и заменена производными мелколиственными лесами, под пологом которых наблюдается тенденция к восстановлению темнохвойной растительности.

В заключение мы приносим глубокую благодарность профессору Томского университета Л. В. Шумиловой, под руководством которой выполнена эта работа.

ЛИТЕРАТУРА

Винокуров М. А., К. П. Горшенин. (1931). Почвы и почвенные районы Сибири. В кн.: Естеств.-историч. условия с.-х. производства Сибири, II. — Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. (1954). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). Под ред. Е. М. Лавренко. — Герасимов И. П., Н. Н. Розов, А. И. Ромашкевич. (1963). Почвы. В кн.: Западная Сибирь. — Городков Б. Н. (1916). Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежегодник Тобольск. музея, XXVII. — Добровольский Г. В., В. И. Василенко, Т. В. Афанасьева, Г. А. Ремезова. (1969). О генезисе и географии почв Томского Приобья. Почвоведение, 10. — Добровольский Г. В., В. И. Василенко, Т. В. Афанасьева, Е. Д. Никитин. (1970). О границе средней и южной тайги в правобережье Томского Приобья. Тез. докл. IV Всес. делегатск. съезда почвоведов. — Елизарьева М. Ф. (1951). К изучению закономерностей распределения растительности Томской области. В кн.: Памяти П. Н. Крылова в связи со 100-летием со дня рожд. Тр. Томск. гос. унив., 116. — Караваева Н. А. (1970). Специфика подзонального почвенно-географического разделения таежной зоны Западной Сибири. Тез. докл. IV Всес. делегатск. съезда почвоведов. — Крылов Г. В. (1961). Леса Западной Сибири. — Поварницын В. А. (1944). Кедровые леса СССР. — Поварницын В. А. (1956). Леса из сибирской пихты в СССР. В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Поварницын В. А. (1959). Классификация типов леса из сибирской ели. Материалы по классификации растительности Урала. — Почвенное районирование СССР (в связи с сельскохозяйственным использованием земель). (1962). — Розов Н. Н. (1954). Принципы природного районирования СССР для целей сельскохозяйственного производства. Почвоведение, 8. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР, I. — Сочава В. Б., Т. И. Исаченко, Л. Н. Лукичева. (1953). Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности. Изв. ВГО, LXXXV, 2. — Уфимцева К. А. (1969). Почвы Обь-Иртышского междуречья. В кн.: Природные условия и особенности освоения северных районов Западной Сибири. — Уфимцева К. А. (1970). Почвы южнотаежной подзоны Западно-Сибирской низменности. Почвоведение, 4. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. Тр. Геоморфол. инст. АН СССР, 4. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
г. Красноярск

Получено 24 V 1974.

SUMMARY

The modifications of zonal structure of plant-soil cover in the territory of Tomsk region from its Northern part to the Southern are demonstrated by the schematic generalised profiles. In accordance with the peculiarity of structure of soil-plant cover, the division of this territory into subzones of greenmoss tajga, smallgrass tajga and grassy tajga is offered.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 : 58.08 : 005 : 581.524.4

Л. С. Балашев

О ВЫБОРЕ ПОРОГА РАЗЛИЧИЯ ДЛЯ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЗНЫХ РАНГОВ

L. S. BALASHEV. ON THE CHOICE OF DISCRIMINATIONAL THRESHOLD FOR THE VEGETATIONAL UNITS OF DIFFERENT RANKS

Рассматривается возможность установления порога различия для групп растительности разных рангов по расстоянию в многомерном пространстве и определения с его помощью классификационной принадлежности отдельных фитоценозов, а также таксономической самостоятельности отдельных групп растительности.

Сравнение описаний фитоценозов по их расстоянию в многомерном пространстве D, предложенное В. И. Василевичем (1962, 1969), находит все более широкое применение в геоботанике при классификации и ординации растительности (Волкова, 1969; Балашев, 1969, 1972; Шеляг-Сосонко, 1974, и др.), для установления связи растительности и почв (Боч и др., 1969; Боч, Василевич, 1974), для изучения динамики растительного покрова (Зайкова, 1972, 1974), для выделения однородных слоев торфа (Боч, 1970), при сравнении структуры фитоценозов (Кашапов и др., 1971; Сабардина и др., 1972) и т. д.[1] Опыт использования этой величины при сравнении описаний фитоценозов и для классификационных построений приводит к мысли о возможности установления ее примерных пределов для таксономических единиц растительности разных рангов и уровней. Наличие таких придержек дало бы возможность шире использовать названную величину, в частности, для определения классификационной (ординационной) принадлежности описанных ценозов на основе однократного разового сравнения.

Проведенная нами ранее обработка описаний луговой и болотной растительности позволила установить, что, например, для растительности сфагновых болот величина меры различия достигает 10 у наиболее близких объектов, около 12 — у сравнительно близких групп и более 15 — у менее близких групп (Балашев, 1973). Однако эти значения (как приблизительные прикидки) не могут служить основанием при классификационных построениях.

Мы предприняли дальнейшие попытки использовать расстояние в многомерном пространстве, определяемое по В. И. Василевичу, для установления классификационной принадлежности отдельных объектов и групп при обработке описаний растительности Полесского государственного заповедника (Житомирская область УССР, на границе с БССР).

Начиная эту работу, мы предполагали, что величина $\bar{D}$ в разных типах и классах растительности будет изменяться в сторону увеличения при усложнении состава и структуры фитоценозов, так как именно эти признаки определяют меру различия. Проведенные сравнения описаний сосновых лесов, болот и лугов показали, что мера различия действительно

[1] По справедливому замечанию Б. И. Семкина, расстояние в многомерном пространстве является мерой различия, а не мерой сходства: чем оно больше, тем меньше сходство между объектами.

изменяется с изменением видовой насыщенности и продуктивности ценозов, однако внутри каждого типа растительности эти изменения происходят по-своему и не всегда $\bar{D}$ возрастает с усложнением состава и структуры ценозов. Как оказалось, эта величина зависит не только от количества видов и их проективного покрытия, но и от основного видового ядра группы, его однородности по трофности и топности.

Так, по нашим данным, для болот с усложнением ценозов от сфагновых, наиболее бедных видами ассоциаций, до ольховых отмечено уменьшение $\bar{D}$, а для сосновых лесов с усложнением состава от лишайниковых до зеленомошных отмечено ее увеличение.

При определении классификационной принадлежности мы сталкиваемся с проведением сравнений на разных уровнях:

1) на уровне описаний — при определении их ассоциационной принадлежности;

2) на уровне ассоциаций — при определении их групповой или формационной принадлежности;

3) на уровне формаций — при определении их принадлежности к классу или типу растительности.

Это соответствует имеющемуся в методических разработках указанию на образование в многомерном пространстве скоплений точек разного порядка (1-го, 2-го, 3-го и т. д.), что делает возможным создание иерархической естественной классификации (Василевич, 1971).

При сравнениях на каждом уровне для получения достаточно полной картины использовалось 4 ступени: 1) сравнение каждого объекта с каждым в своей группе; 2) сравнение объектов разных групп; 3) сравнение объектов с центром своей группы;[2] 4) сравнение объектов с центрами чужих групп. При этом группами могут быть ассоциации, группы ассоциаций, формации и единицы более высокого порядка вплоть до типа растительности в региональном плане, а объектами — конкретные описания и средние описания каждой группы («центры»). При переходе на следующий уровень нам необходимо сравнить центры групп.

Сравнение по указанным ступеням проводится для отбраковки, которая постепенно приближает выделенную совокупность к естественной группе объектов.

Поскольку каждый исследователь имеет тот или иной профессиональный опыт, нет надобности начинать работу с буквального сравнения всех имеющихся описаний друг с другом. Первоначальное распределение объектов по группам может быть проведено по какому-то определенному принципу, взятому за основу классификации (доминирование видов, индикаторные группы и др.).

При проведении сравнения объектов внутри группы определяется их близость, степень их сходства между собой.[3] На первой ступени отбраковываются все описания, имеющие близкую к максимальной меру различия (т. е. большое D). Впоследствии их классификационная принадлежность проверяется сравнением с центрами групп.

Следующим этапом обработки является выведение «среднего описания» (центра) взятой группы. При этом условно нами учитывались виды, встречающиеся в большой выборке (более 30 объектов) чаще, чем в 5% описаний, или в малой выборке чаще, чем в 20%. Это упрощает расчеты, не влияя существенно на их точность.

Далее следует основной (для принятого нами метода) этап — сравнение объектов с центром своей группы. Поскольку сходство внутри группы объектов определяется как среднее расстояние между каждой парой

---

[2] Мы понимаем центр группы как точку в многомерном пространстве, координаты которой равны средним арифметическим соответствующих координат всех объектов данной группы (Василевич, 1971).

[3] При использовании величины D сходство между объектами тем выше, чем меньше эта величина. Перед началом обработки из всех значений покрытия в каждом описании и в центре группы извлекаются квадратные корни, что снижает роль доминирующих и повышает роль малообильных видов (Боч и др., 1969).

объектов или как среднее расстояние каждого объекта от центра, то мы можем и результаты этого сравнения использовать для отбраковки.

Метод сравнения с центром удобен тем, что значительно сокращает объем работы. Но в связи с поставленными нами задачами, когда работа начинается на малых выборках, сравнение объектов между собой провести следует. Это позволит точнее определить в дальнейшем «центр». После сравнения с «центром» и отбраковки для оставшихся описаний «центр» вычисляется заново и мера различия для них определяется заново.

Проведение сравнения объектов одной группы с объектами и центрами других групп (следующие ступени) позволяет провести дальнейшую отбраковку. Если принять, что естественная группа, которую мы хотим получить, является таким скоплением объектов, все члены которого значительно более сходны друг с другом, чем с объектами других групп (Василевич, 1966), то сравнение между группами показывает естественность группы, ее самостоятельность, таксономическую обособленность.

Но какова же близость объектов для отнесения их к одной и той же группе или к разным группам одного уровня?

Величина D внутри каждой группы варьирует в каких-то определенных пределах, если эта группа является естественной, и не может расти для такой группы бесконечно. 0 (нуль) — идеальный случай абсолютного сходства фитоценозов. Поэтому для определения внутригрупповой принадлежности необходимо определить верхний предел меры различия D, который, следовательно, становится критерием групповой близости. Выделение для этой цели какого-либо среднего значения D по имеющейся выборке в данном случае не дает результата. Недостаточно для этих целей и нахождения критериев значимости, так как они показывают характер различий («существенные», «несущественные»), но не отражают степени существенности.

Не дает ответа на вопрос, насколько сходны объекты, относятся ли они к одной группе, и перевод меры различия в относительную величину путем сравнения полученного D с D_{max} (в %) $\left(\frac{D}{D_{max}} \cdot 100\right)$.

Для достижения указанной цели мы воспользовались одной из мер варьирования признака. Василевич (1969) отметил, что лучшим из показателей варьирования для геоботанических объектов является среднее квадратическое отклонение, вычисляемое по формуле $\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$. Оно дает возможность определить, исходя из средней арифметической, пределы генеральной совокупности при нужном (возможном) уровне точности.

Применяемая в практике геоботанических исследований глазомерная методика определения проективного покрытия, как известно, не позволяет безгранично увеличивать точность вычислений, так как ее увеличение при этой методике сверх 10% является искусственным (Ипатов и др., 1966). Это позволяет, определяя верхний предел меры различия для группы объектов растительности того или иного уровня, ограничиться величиной $\bar{D}+2\sigma$, которая охватывает около 95% генеральной совокупности (Василевич, 1969).[4] Данную величину можно считать пределом (порогом) меры различия (ПМР).

Известно, что требуемая степень изолированности при выделении естественных групп — очень жесткое условие, и в природе она встречается редко, а поэтому пользуются понятием приемлемой группы. Приемлемой группой считается такая, которая изолирована на фиксированном уровне сходства (ФУС), т. е. в этой группе каждый ее член не имеет показателей сходства с объектами других групп, бо́льших, чем этот ФУС, и внутри такой группы не имеется более мелких групп, изолированных на том же уровне.

[4] $\bar{D}$ в этой формуле может быть получено как после сравнения между описаниями в группе, так и после сравнений каждого описания с центром. Преимущества сравнения с центром указывались выше.

Василевич (1971), приводя это определение приемлемой группы, отмечает, что ФУС устанавливается условно, довольно субъективно, и поэтому трудно решить, какие приемлемые группы заслуживают при анализе большего внимания.

Предлагаемый нами предел меры различия $\bar{D}+2\sigma$, как нам кажется, будет достаточно объективным ФУС, а выделяемые на его основе группы — приемлемыми группами, наиболее близкими к естественным.

Использовать полученные величины ПМР можно в нескольких направлениях:

1) для определения классификационной принадлежности конкретного фитоценоза (что для нас являлось основной задачей);

2) для проверки таксономической самостоятельности выделяемой группы;

3) для более точной оценки однородности участков, выбираемых при постановке геоботанического эксперимента, и в других случаях, когда требуется установить идентичность какого-либо объекта растительности с той или иной группой.

Два первых случая рассмотрим на конкретных примерах.

В Полесском заповеднике, где выделены ассоциации сосняка вересково-лишайникового и с. вересково-зеленомошного, часто встречаются участки сосняков с вересковым покровом и наземным ярусом из зеленых мхов и лишайников в равном количестве (описание 1020). Определить классификационную принадлежность этого описания при простом рассмотрении однозначно нельзя. Поэтому проводилось определение меры его сходства с центрами близких ассоциаций, для которых установлены ПМР. Результаты сравнения показаны на рисунке, где они представлены в упрощенном линейном изображении. Видно, что данное описание (1020) по ПМР может быть отнесено только к ассоциации сосняка вересково-зеленомошного (см. рисунок, *I*).

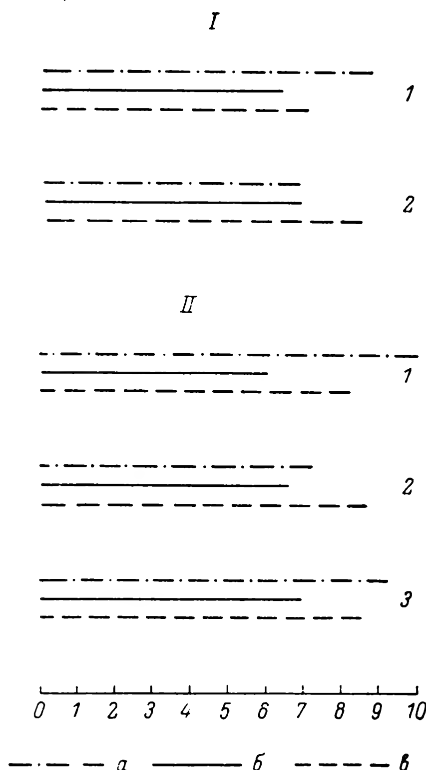


Схема определения классификационной принадлежности описаний фитоценозов с помощью ПМР.

I — описание 1020: *1* — сравнение с сосняком вересково-лишайниковым, *2* — с сосняком вересково-зеленомошным; *II* — описание 966: *1* — сравнение с сосняком чернично-зеленомошным, *2* — с сосняком бруснично-зеленомошным, *3* — с сосняком вересково-зеленомошным; *а* — D (мера различия данного описания с центром), *б* — $\bar{D}$ (средняя мера различия группы), *в* — ПМР.

Второй пример — участок леса (описание 966), в котором кустарничковый покров одинаково богат брусникой, черникой и вереском. Было проведено сравнение этого описания с центрами выделенных для этой территории ассоциаций сосняка бруснично-зеленомошного, с. чернично-зеленомошного и с. вересково-зеленомошного. Из рисунка, *II* видно, что только при сравнении с центром с. бруснично-зеленомошного получена D, укладывающаяся в ПМР. Следовательно, данный фитоценоз относится к указанной ассоциации, а большое количество вереска в нем — явление вторичное; точнее, вероятно, это одна из последних стадий демутации первичного наземного покрова, замены вереска, имеющего в таких лесорастительных условиях вторичный характер, брусникой. Значительное участие черники объясняется микрорельефом.

Мера различия и ее варьирование для сосновых лесов Полесского заповедника

Название группы	Средняя мера различия $\bar{D}$	Среднее квадратическое отклонение σ	ПМР
Ассоциации			
Сосняк злаково-лишайниковый	4.61	±1.2	7.01
С. волосистополитрихово-лишайниковый	5.11	±1.07	7.25
С. вересково-лишайниковый	6.38	±0.31	7.0
С. редкотравно-лишайниковый	5.48	±1.49	8.46
С. бруснично-зеленомошный	6.63	±0.93	8.49
С. вересково-зеленомошный	6.95	±0.75	8.45
С. чернично-зеленомошный	6.1	±0.98	8.06
С. молиниево-зеленомошный	6.48	±0.81	8.1
Группа ассоциаций			
Сосняки лишайниковые	7.43	±0.69	8.81
Сосняки зеленомошные	8.27	±0.7	9.67

Приведем данные о средних величинах меры различия и пределах меры различия сосновых лесов Полесского заповедника (см. таблицу). Из таблицы видно, что величина меры различия (и соответственно ПМР) возрастает с усложнением состава и строения фитоценозов.

Проверку таксономической самостоятельности выделенной группы мы провели, анализируя материалы Е. М. Брадис и Т. Л. Андриенко (1974), которые в своей работе выдвинули предположение об отсутствии среди сфагновых болот ценозов настоящих эвтрофных болот. Они относят все эти ценозы к одной группе (подтипу или классу) мезотрофных болот.

Проверка с помощью вычисленных ПМР показала обоснованность такого предположения. Так, в группе (ассоциации) клюквенно-осоково-сфагновой эвтрофной ПМР равнялся 13.11. Описание 76, ранее относившееся к группе (ассоциации) клюквенно-осоково-сфагновой мезотрофной,[5] при сравнении с центром аналогичной эвтрофной группы дало $D=12.87$, т. е. не превысило ее ПМР и может быть отнесено к ней. Следует указать, что при этом сравнении учтена незначительная положительная корреляция, существующая между видами сфагнов ($r=+0.25$). Без учета такой корреляции $D=14.4$, т. е. значительно превышает ПМР этой группы.[6]

Аналогичные результаты получены при сравнении ряда других описаний мезотрофной группы с центром эвтрофной (D не превышало ПМР), а также при сравнении нескольких описаний эвтрофной группы с центром мезотрофной.

Следовательно, рассмотренные описания по принятому уровню сходства (ПМР) не могут быть помещены в две разные группы, а требуют объединения в одну. Подобные же результаты получены и при обработке описаний вахтово-осоково-сфагновой группы, ранее разделявшейся на мезотрофную и эвтрофную ассоциации. Таксономическая самостоятельность этих ассоциаций не выдерживает проверки.

Строго говоря, заключительным этапом работы в этом направлении должна быть проверка и определение, куда, к какому классу (эвтрофных или мезотрофных) относится новообразованная сводная группа (ассоциация). Однако чаще такая проверка не нужна, так как тут хорошо видны различия по физиономическим признакам (зеленомошный покров — сфагновый покров).

Использование предлагаемого уровня сходства при обработке материалов геоботанического описания Полесского заповедника показало,

[5] Разделение на эвтрофные и мезотрофные группы проводилось обычно по составу сфагнов-доминантов.

[6] Корреляция между видами сфагнов учитывалась из коэффициента корреляции по формуле, предложенной Василевичем (1969).

что ПМР, вычисленный с использованием среднего квадратического отклонения, в отличие от ряда других индексов «работает» при определении сходства описаний лесной, луговой и болотной растительности, т. е. дает определенный однозначный ответ при решении вопроса о классификационной принадлежности, а также о таксономической самостоятельности рассматриваемых объектов.

ЛИТЕРАТУРА

Балашев Л. С. (1969). Определение классификационной принадлежности «остепненных» лугов Полесья с помощью некоторых объективных характеристик. В кн.: Количественные методы анализа растительности. — Балашев Л. С. (1972). О классификационной принадлежности некоторых группировок гидрофильной растительности. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. — Балашев Л. С. (1973). О величине меры сходства для единиц разных рангов в различных типах растительности. Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. — Бейлин. (1964). Статистические методы в биологии. — Боч М. С. (1970). Опыт применения статистического анализа для выделения однородных по ботаническому составу слоев в торфяной залежи. Бот. ж., 55, 8. — Боч М. С., В. И. Василевич. (1974). Взаимосвязь растительности и среды в пределах болотных фитоценозов. В кн.: Количественные методы анализа растительности, 3. — Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. (1969). О связи растительности и почвы в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. ж., 54, 8. — Брадис Е. М., Т. Л. Андриенко. (1974). Сфагновые эвтрофные и сфагновые мезотрофные болота Полесья Украины. В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. — Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. Проблемы ботаники, 6. — Василевич В. И. (1966). Что считать естественной классификацией. В кн.: Философские проблемы современной биологии. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1971). К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Волкова В. Г. (1969). Применение дендрита при ординации растительности. В кн.: Количественные методы анализа растительности. — Зайкова В. А. (1972). Использование метода среднего расстояния между ценозами для анализа разногодичной изменчивости лугов Карелии. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. — Зайкова В. А. (1974). Количественный анализ динамики растительного покрова лугов Карелии. В кн.: Количественные методы анализа растительности, 3. — Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, Т. Н. Линдеман. (1966). Об оценке степени участия вида в структуре растительного покрова. Бот. ж., 51, 8. — Кашапов Р. Ш., Б. М. Миркин, М. П. Коломенцев, Е. А. Обыденнова, Е. А. Антипова. (1971). Использование расстояния в многомерном пространстве (*D* Василевича) для анализа действия удобрений на горизонтальную структуру луговых фитоценозов. В кн.: Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. — Сабардина Г. С., Г. Б. Клявиня, И. Я. Фатере, Я. Я. Юкна. (1972). Применение количественных методов при сравнении структуры фитоценозов. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1974). Выделение групп ассоциаций неморальных лесов с помощью количественных методов. В кн.: Количественные методы анализа растительности, 3.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук УССР,
Киев.

Получено 21 V 1974.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.14[581.48+581.481+581.483]582.889.2

Э. С. Терёхин, З. И. Никитичева, М. С. Яковлев

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ, ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА *CYNOMORIUM SONGARICUM* RUPR. (*CYNOMORIACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, Z. I. NIKITICHEVA, M. S. YAKOVLEV. DEVELOPMENT OF THE SEED, ENDOSPERM AND EMBRYO IN *CYNOMORIUM SONGARICUM* RUPR. (*CYNOMORIACEAE*)

Статья завершает изложение результатов исследования эмбриологии и образа жизни *Cynomorium songaricum* Rupr. Приводятся результаты изучения развития семени после оплодотворения, развития эндосперма и зародыша. Согласно результатам проведенных исследований, основные особенности эмбриологии *C. songaricum* следующие: апокарпный гинецей с характерной организацией семяпочко-завязевого комплекса (однокамерная завязь с морфологически не выраженной субмаргинальной плацентой и единственной висячей ортогемитропной, апотропной семяпочкой); семяпочка высоко дифференцирована, с хорошо развитой проводящей системой; нуцеллус с псевдонуцеллярным колпачком; дезинтеграция тканей нуцеллуса происходит во время роста и развития эндосперма; моноспорический зародышевый мешок нормального типа с частым образованием дополнительных, длительно существующих антипод; для эмбриогенеза характерно отсутствие подвеска, вариабельность первых стадий развития, типичная организация зародыша на стадии октантов и нормальное протекание процессов дифференциации эмбриодермы, рудиментарность зрелого зародыша; эндосперм целлюлярный, гаусториальные структуры отсутствуют, первое деление в центральной клетке зародышевого мешка — поперечное; клетки эндосперма в зрелом семени имеют характерные утолщенные оболочки.

Перечисленные выше признаки, вместе с данными о способах вегетативного размножения, подтверждают возможность выделения рода *Cynomorium* в отдельное семейство *Cynomoriaceae*. В группе *Cynomoriaceae—Balanophoraceae* эмбриологические данные позволяют выделить три оригинальных типа эмбриологической организации: Cynomorium-тип, Balanophora-тип и Helosis-тип. Этот факт подтверждает неоднородность исходного семейства *Balanophoraceae* и позволяет поставить вопрос о возведении подсемейства *Balanophoroideae* в ранг отдельного семейства, с включением в него родов *Balanophora* и *Langsdorffia*.

Настоящая статья завершает изложение результатов изучения образа жизни и эмбриологии *Cynomorium songaricum* Rupr. — одного из интереснейших представителей паразитных цветковых растений (Терёхин и др., 1975; Терёхин, Никитичева, неопубликованные данные). Это сообщение освещает особенности развития и строения семени *C. songaricum* от оплодотворения до созревания, развития и строения эндосперма и зародыша. В целом получена довольно полная характеристика развития генеративного побега, мужских и женских половых репродуктивных структур, микро- и макроспорогенеза, развития зародышевого мешка, семезачатка, семени, зародыша, эндосперма. Морфогенез отдельных структур в процессе развития семени показан во взаимосвязи с другими сопряженно развивающимися структурами. Анализ взаимозависимого развития структур в семени позволяет поставить ряд вопросов о функциональном (биологическом) и эволюционном значении морфогенетических корреляций и о возможности их использования при исследовании филогенеза. Однако в связи с недостаточной изученностью в этом отношении большинства представителей сем. *Balanophoraceae* данные морфогенетического анализа сопряженных в развитии семени структур еще не могут быть достаточно эффективно использованы при решении упомянутых выше вопросов.

Поэтому приведенный в настоящей статье анализ систематического положения *Cynomorium* пока ограничен отдельными структурными признаками и в известной мере изолированно рассматриваемыми способами развития таких структур, как семезачаток (до оплодотворения), спорогенные комплексы, зародышевый мешок, зародыш и эндосперм.

Некоторые попытки сопряженного анализа и оценки морфогенетически взаимосвязанных структур были предприняты в одной из предшествующих статей при обсуждении разных типов развития завязи *Cynomorium songaricum* (Терёхин и др., 1975). Кроме того, результаты

Некоторые результаты изучения разных типов эмбриологической организации и развития в сем. *Cynomoriaceae* и *Balanophoraceae*

Признаки	Cynomorium-тип	Balanophoraceae	
		Balanophora-тип	Helosis-тип
Гинецей	Апокарпный	Элиминирован	Лизикарпный
Семяпочка	Крассинуцеллятная, ортогемитропная, апотропная	Рудиментарная, по происхождению анатропная, функционально замещает гинецей	Более или менее рудиментарная
Нуцеллус	С псевдонуцеллярным колпачком	Значительно преобразован в связи с дополнительной функцией	Редуцирован в той или иной степени
Интегументы	Один, массивный	Отсутствуют	Отсутствуют
Зародышевый мешок	Нормального типа развития, часто с увеличенным числом антипод	Исходно нормального типа, инвертированный с редуцированными халазальными структурами	Сведения противоречивы
Антиподы	3—6, длительно сохраняющиеся	Редуцированы	Более или менее редуцированы
Эндосперм	Целлюлярный, гаусториальные структуры отсутствуют, первое деление поперечное	Целлюлярный, при первом делении возникает массивный халазальный гаусторий	Целлюлярный, первое деление поперечное
Эндосперм в зрелом семени	Многоклеточный, с характерными утолщениями клеточных оболочек	Немногоклеточный, клеточные оболочки не утолщены	Многоклеточный, клеточные оболочки не утолщены
Эмбриогенез	Ранние этапы эмбриогенеза сходны с таковыми у автотрофных покрытосеменных	Ранние этапы эмбриогенеза оригинальны и не имеют аналогов среди автотрофных покрытосеменных	Сведения фрагментарны
Суспензор	Отсутствует	Отсутствует	Вероятно, присутствует у большинства представителей
Зародыш в зрелом семени	Редуцирован до многоклеточного глобулярного проэмбрио, округло-линзовидной формы	Редуцирован до немногих клеток, форма округлая, строение весьма оригинально	Редуцирован до глобулярного проэмбрио, яйцевидной формы
Вегетативное размножение (с фазы проростков)	Путем образования вторичных протосом (специализированных корнеобразных органов вегетативного размножения)	Как правило, путем «почкования» проростка (протосомы)	Как правило, путем «почкования» проростка (протосомы)

изучения эмбриологии *Cynomorium* и некоторых *Balanophoraceae*, представленные в сводной таблице (в тексте), мы также рассматриваем как один из подходов к исследованию роли морфогенетических корреляций в эволюционных преобразованиях.

Мнение о плодотворности сравнительного изучения морфогенетических корреляций для целей филогенетического анализа основывается на представлении, что изменения таких корреляций происходят в процессе эволюции с бо́льшим трудом, чем отдельных, хотя и довольно сложных структур. Такие изменения, очевидно, связаны с варьированием большого числа эктогенетических факторов (большого числа сопряженных факторов, определяющих образ жизни), нежели изменения отдельных эмбриологических структур. Из этого следует, что изучение морфогенетических корреляций эмбриологических структурных комплексов может оказаться более значимым для выяснения филогенетических взаимосвязей, чем исследование отдельных структурных комплексов (например, зародышевого мешка, эндосперма и т. п.).

В связи с изложенным серию работ, посвященных изучению эмбриологии и образа жизни *Cynomorium songaricum*, мы рассматриваем как своего рода подготовку к намеченному выше направлению исследований.

Материал и методика

Материал был собран в полупустынной зоне Прииссыккулья (Киргизская ССР), где *Cynomorium songaricum* паразитирует на селитрянице (*Nitraria sibirica* Pall.) и тамариске (*Peganum harmala* L.).

Материал фиксировался составом FAA (100 частей 70° спирта : 7 частей формалина : 7 частей уксусной кислоты) и обезвоживался для заключения в парафин по обычной цитологической методике. Препараты окрашивались реактивом Шиффа с подкраской алциановым синим, а также генциан-виолетом по Ньютону с дифференциацией в JKJ и подкраской оранжем «Ж» в гвоздичном масле. Срезы зрелых семян окрашивались суданом.

Результаты исследований

Развитие эндосперма. У *Cynomorium songaricum* мы наблюдали нормальный процесс двойного оплодотворения. Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через одну из синергид, разрушая ее. Обе синергиды являются эфемерными структурами. Вторичное ядро центральной клетки перед оплодотворением приближается к яйцевому аппарату, где и сливается со вторым спермием, образуя триплоидное ядро эндосперма (рис. 1). Последнее передвигается в среднюю часть центральной клетки, которая в период подготовки к делению значительно увеличивается в размерах.

1-е деление эндосперма в наблюдавшихся нами случаях — поперечное (рис. 2, таблица, *2*, см. вклейку). В двух образовавшихся дочерних клетках ядра делятся синхронно, причем новые клеточные перегородки располагаются косо по отношению к перегородке 1-го деления (рис. 3, 4). Дальнейшие деления происходят в разных направлениях и не синхронно (рис. 5—8). В конечном счете образуется многоклеточный эндосперм почти шаровидной формы (рис. 8, 12).

В период митотической активности клетки эндосперма имеют тонкостенные клеточные оболочки и вакуолизированную цитоплазму с незначительным количеством запасных веществ (рис. 7—10).

Во время созревания семени клетки эндосперма приобретают правильную многогранную форму. Их клеточные стенки утолщаются за счет образования вторичной оболочки в виде мощного слоя аморфных веществ (вероятно, в основном это гемицеллюлоза, покрытая более тонким слоем пектиновых веществ, окрашивающихся алциановым синим).

В зрелом семени клетки поверхностного слоя эндосперма имеют равномерно утолщенные оболочки, жизнеспособные ядра и густую цитоплазму, богатую липидами и белком. Во внутренних клетках эндосперма аморфный

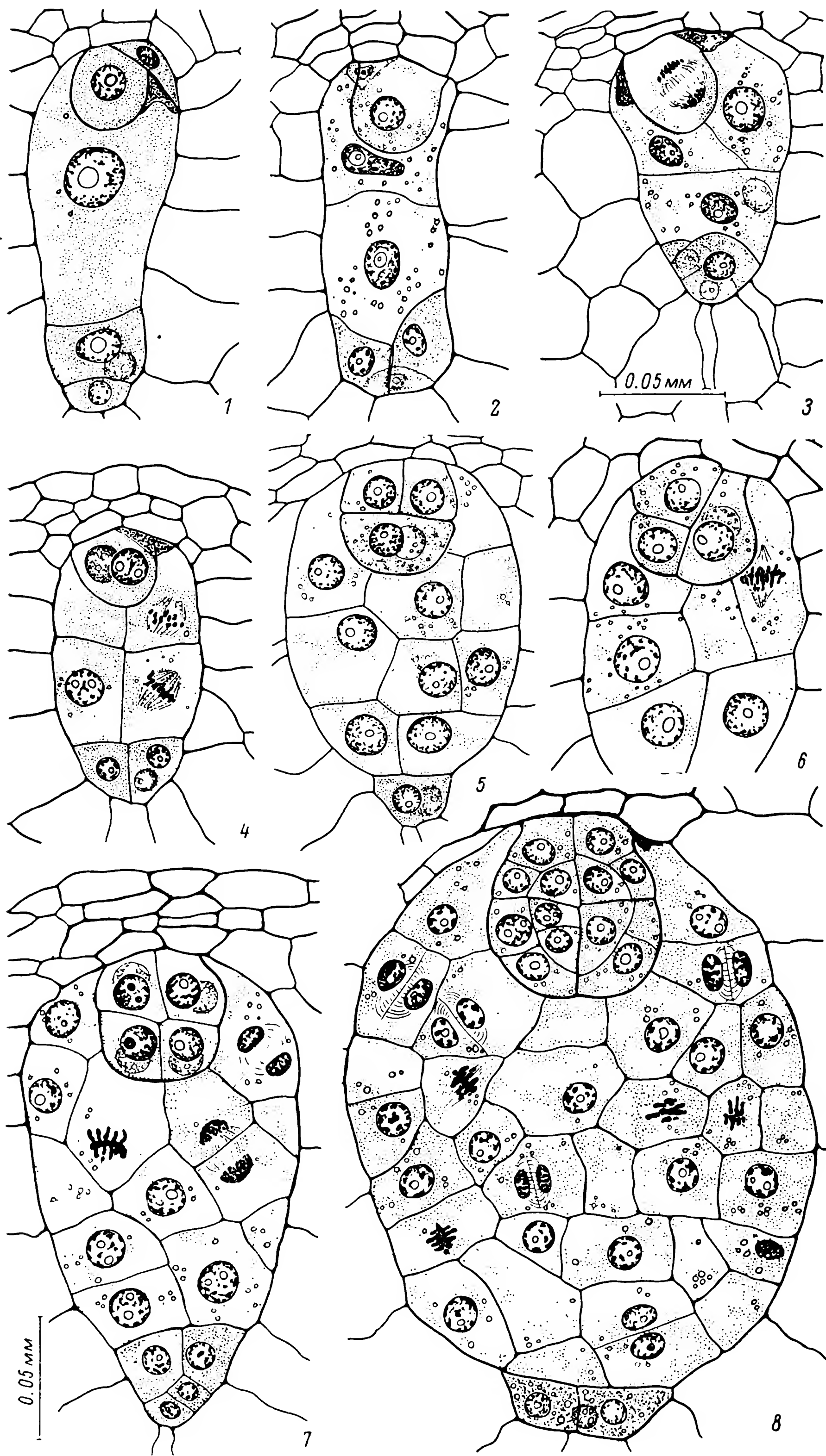


Рис. 1—11. Развитие зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* Rupr.

1 — зародышевый мешок после оплодотворения; 2 — 1-е деление в эндосперме; 3—8 — развитие эндосперма и начальные этапы эмбриогенеза.

слой клеточных оболочек имеет иную структуру: в некоторых участках образуются далеко заходящие внутрь клетки выступы этого слоя, в то время как в соседних участках он, напротив, довольно тонок. Первичные оболочки при этом сохраняют свое первоначальное положение. Неравно-

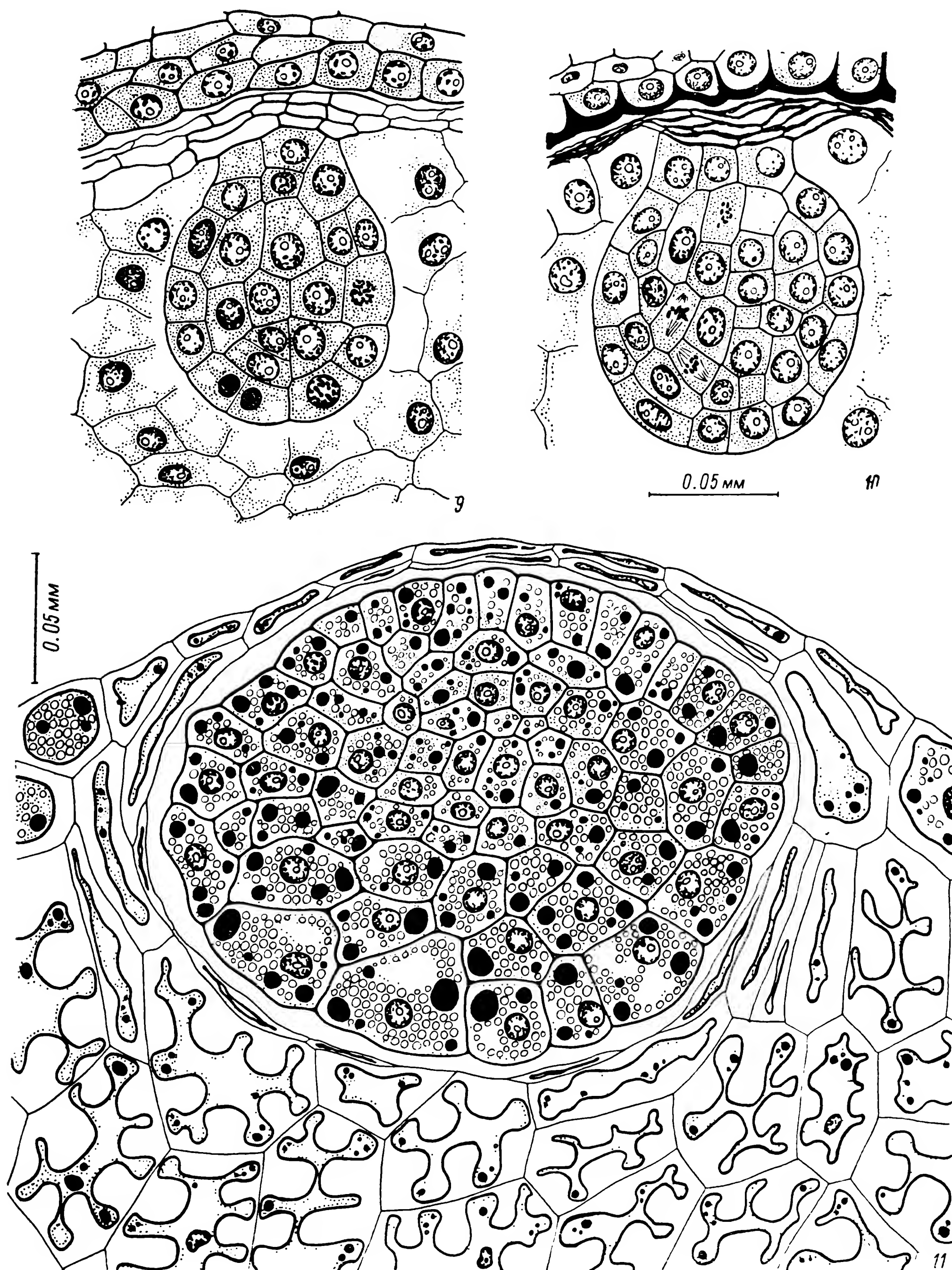


Рис. 1—11 (*продолжение*).

9—10 — средние стадии развития зародыша; 11 — зародыш и эндосперм в зрелом семени.

мерность утолщений вторичных клеточных оболочек усиливается от периферических клеток к центральной части эндосперма; в клетках этой части наблюдаются длинные, переплетающиеся выросты (рис. 11, таблица, 4, см. вклейку), представляющие типичную картину лабиринта оболочек.

Образование лабиринта оболочек во внутренних клетках эндосперма сопровождается уменьшением в них количества цитоплазмы и запасных веществ, а также деформацией и дезорганизацией ядер (рис. 11, таблица, *4*).

Утолщенные оболочки из полисахаридов, составляющие основную массу эндосперма зрелого семени, являются, вероятно, наиболее удобной для этого растения формой резервации питательных веществ в период дозревания зародыша и их усвоения в период его прорастания.

Таким образом, эндосперм *C. songaricum* характеризуется клеточным типом развития. Ткань эндосперма проста по структуре, состоит из однородных клеток и лишена каких-либо специализированных образований гаусториального типа.

Характерной особенностью клеток зрелого эндосперма *C. songaricum* являются толстостенные вторичные оболочки из полисахаридов (представляющие основное запасное вещество эндосперма) и руминация внутренней поверхности этих оболочек.

Антиподы. В зародышевом мешке *C. songaricum* образуется от 3 до 5 антипод. Они представляют собой крупные густоплазменные клетки железистого типа (таблица, *1*, *2*, см. вклейку). Антиподальные клетки сохраняются в жизнедеятельном состоянии в течение длительного периода развития семени (рис. 1—8), вплоть до того времени, когда разрастающийся эндосперм вытесняет остатки нуцеллуса в халазальной области семяпочки.

Структура антипод, длительный период их жизнедеятельности, совпадающий с периодом роста эндосперма и дезинтеграции нуцеллуса, свидетельствуют об их активной метаболической функции как посредника между этими двумя тканями.

Развитие зародыша. После слияния спермия с ядром яйцеклетки зигота приобретает тургорное состояние. Ее ядро располагается в центре клетки, а в цитоплазме наблюдается образование многочисленных, равномерно распределенных вакуолей. Перед делением зигота представляет собой довольно крупную шаровидную клетку со слабо выраженной полярностью и большой площадью прикрепления к ткани нуцеллуса (рис. 1—3). Первое деление зиготы, как правило, поперечное (рис. 3, таблица, *2*, см. вклейку). Плоскости делений в апикальной и базальной клетках 2-клеточного проэмбрио располагаются перпендикулярно к плоскости деления зиготы и друг к другу. В результате этих делений образуется 4-клеточный проэмбрио с клетками, расположенными крест-накрест (рис. 5). Следующая «волна» митозов приводит к формированию шаровидного проэмбрио с типичной двухъярусной структурой, с четырьмя клетками в каждом «этаже» (стадия октантов) (рис. 7, таблица, *3*, см. вклейку).

В некоторых случаях образование типичной структуры октантов достигается в эмбриогенезе несколько иным путем. Зигота делится вдоль оси (рис. 4), соединяющей место ее прикрепления к нуцеллусу и апикальную часть, однако уже следующие (перпендикулярно расположенные к первому и друг к другу) деления в дочерних клетках приводят к образованию характерного 4-клеточного проэмбрио (рис. 6). В результате следующей «волны» митозов в клетках проэмбрио также формируется обычная структура стадии октантов.

Вариации в ориентации делений зиготы и 2-клеточного проэмбрио *C. songaricum* можно объяснить тем, что у исследованного вида эмбриогенез протекает без образования подвеска (рис. 1—8, таблица, *2*, *3*, см. вклейку) и, следовательно, отпадает необходимость в строгой детерминации ориентации и последовательности первых двух делений. Наблюдения Гофмейстера (Hofmeister, 1859) о наличии подвеска у зародыша *C. coccineum* в нашем исследовании не подтвердились. Данные Ведделя (Weddel, 1861) и Жуэля (Juel, 1903), равно как и наши материалы, привели нас к заключению, что не только в эмбриогенезе *C. songaricum*, но и в эмбриогенезе рода *Cynomorium* в целом подвесок не образуется.

На следующей стадии развития зародыша происходит отделение гистогенов эмбриодермы в результате периклинальных делений клеток октан-

тов (рис. 8). В дальнейшем клетки эмбриодермы делятся антиклинально, а внутренние клетки глобулярного проэмбрио делятся как в продольном, так и в поперечном направлениях, формируя многоклеточную ткань, в которой, однако, не происходит дальнейшей дифференциации на гистогены периблемы и плеромы (рис. 9, 10).

На всех стадиях развития зародыш имеет шаровидную или овальную форму и прикрепляется к нуцеллусу поверхностью сначала одной, а затем двух и четырех клеток (рис. 1—10). Эти базальные клетки и осуществляют функцию подвеска.

После прекращения митозов, в период подготовки зародыша к переходу в состояние покоя, его клетки, округляясь, теряют меристемоподобную ограненную форму. В базальной области зародыша они остаются мелкими, в апикальной части — значительно увеличиваются в размерах. Следствием этого является заметная гистологическая дифференциация зародыша на два полюса. Зародыш в зрелом семени (рис. 11) приобретает характерную уплощенно-овальную форму, эмбриодерма не резко отделена от основной ткани. Клетки зрелого зародыша содержат в большом количестве запасные вещества — липиды и округлые частицы белка. Уровень и характер дифференциации зародыша в зрелом семени *C. songaricum* соответствуют таковым в других таксонах высокоспециализированных паразитных цветковых растений (например, *Orobanchaceae* — Терёхин, 1973).

Анализ строения зародыша в зрелом семени *C. songaricum*, наблюдения Ведделя (1861) ранних стадий прорастания *C. coccineum* и наши наблюдения над развитием проростков у *C. songaricum* (Терёхин, Никитичева, неопубликованные данные) позволяют придти к заключению, что для зародышей рода *Cynomorium* характерно униполярное развитие в период прорастания за счет концентрации морфогенетических потенций в их базальной области.

Таким образом, эмбриогенез *C. songaricum* характеризуется следующими закономерностями: 1) отсутствие дифференциации подвеска; 2) вариабельность ориентации и последовательности первых двух делений; 3) типичная для большинства покрытосеменных автотрофных растений стадия октантов и типичная дифференциация инициалей эмбриодермы; 4) остановка развития на стадии многоклеточного глобулярного проэмбрио; 5) униполярное развитие в процессе прорастания.

Нуцеллус. До оплодотворения нуцеллус представлен уже вполне сформированной тканью, 3—4-слойной в терминальной и латеральной областях и более массивной в халазальной части (Терёхин и др., 1975). После оплодотворения клетки нуцеллуса значительно разрастаются и приобретают паренхиматозный характер (рис. 1—4, таблица, *1*; см. вклейку). Они имеют крупные вакуоли и очень незначительное количество цитоплазмы. Разрастание клеток нуцеллуса происходит неравномерно. В то время как клетки терминальной области нуцеллуса (области псевдонуцеллярного колпачка) почти не изменяются, клетки центральной части нуцеллуса увеличиваются в несколько раз.

Во время развития эндосперма в нуцеллусе происходят одновременно два процесса: увеличение размеров клеток, а вследствие этого и общего объема нуцеллуса, и постепенное поглощение его клеток разрастающимся эндоспермом. Дольше всего сохраняются паренхимные клетки базальной области нуцеллуса, а также клетки псевдонуцеллярного колпачка, которые постепенно сдавливаются развивающимся зародышем (рис. 10). Ко времени созревания семени нуцеллус почти полностью потребляется эндоспермом. Его остатки можно обнаружить в виде тонкой пленки между эндоспермом и интегументом.

Таким образом, характерная особенность нуцеллуса *C. songaricum* — отсутствие деструктивных процессов в период развития зародышевого мешка и первых стадий эндоспермогенеза. Дезинтеграция нуцеллуса сдвинута ко времени созревания семени и связана не с развитием зародышевого мешка, как у большинства покрытосеменных, а с поздними стадиями развития эндосперма (рис. 12).

Интегумент. Во время оплодотворения единственный интегумент *C. songaricum* состоит из 6—8-клеточных слоев со слабо выраженной гистологической дифференциацией (таблица, *1*, см. вклейку). В процессе развития семени в клетках интегумента наблюдаются определенные структурные изменения.

После оплодотворения, в период первых делений проэмбрио, в ткани интегумента происходит дальнейшая специализация клеточных слоев. Интегументальный тапетум состоит из мелких прямоугольных клеток с густой цитоплазмой, характеризующихся высоким ядерно-плазменным отношением. Клетки слоя, примыкающего к интегументальному тапетуму, близки к нему по размерам, но более вакуолизированы. Следующие за ними 2—3 слоя представлены крупными вакуолизированными клетками, содержащими большое количество крахмальных зерен. Наконец, клетки эпидермиса интегумента также сильно вакуолизированные, имеют

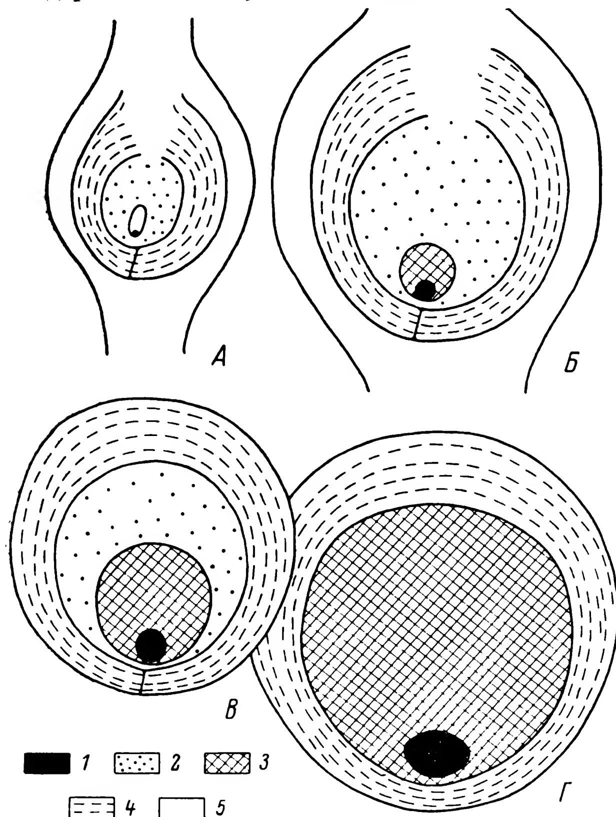


Рис. 12. Изменения в строении семени *Cynomorium songaricum* Rupr. в процессе развития после оплодотворения.

А — строение семяпочки после оплодотворения; *Б*, *В*, *Г* — строение семени на разных стадиях развития; *1* — зародыш, *2* — нуцеллус, *3* — эндосперм, *4* — интегумент, *5* — стенка завязи.

таблитчатую форму и тоже содержат крахмал. В этот период развития клетки интегументального тапетума имеют тонкостенные оболочки.

Увеличение размеров семени сопровождается растяжением клеток интегумента главным образом в длину; увеличение клеток в ширину незначительное.

Во время созревания семени оболочки клеток интегумента утолщаются. В клетках интегументального тапетума наиболее утолщенными оказываются стенки, примыкающие к эндосперму, а также радиальные стенки (рис. 10). В этих клетках сохраняется живой протопласт. Клетки примыкающих к интегументальному тапетуму слоев несколько сжимаются. Округлые крупные клетки основной интегументальной паренхимы заполнены запасными веществами. Во всех клетках интегумента появляются в это время окрашенные в оранжевый цвет вещества (вероятно, из группы антоцианинов).

Для клеток эпидермиса интегумента характерно образование утолщенной кутинизированной наружной оболочки и поверх нее слоя кутикулы.

Весьма интересно, что в зрелом семени сохраняются все слои интегумента. Они формируют семенную оболочку, богатую запасными питательными веществами и представляющую собой довольно твердый покров семени (рис. 12, *Г*).

Характерной особенностью развития семенной оболочки *C. songaricum* является отсутствие деструкции тканей интегумента в период созревания семени. Кроме того, в отличие от большинства покрытосеменных, у которых интегументальный тапетум развивается после разрушения нуцеллуса, у *C. songaricum* он формируется при наличии массивной нуцеллярной ткани.

Плод. Стенка завязи сравнительно немногослойная, в период оплодотворения состоит из слабо дифференцированных паренхимных клеток, содержащих крахмал и другие запасные вещества. В процессе созревания плода в стенке завязи не происходит сколько-нибудь заметных процессов морфологической специализации тканей. Перикарп на всех этапах созревания плода состоит из гомогенной паренхимной ткани (эпидерма морфологически не выражена). В его клетках сохраняется некоторое количество запасных веществ. Интересно, что при отделении плода от материнского растения отделяются также часть его ножки и основание стилодия, которые также состоят из паренхимных неспециализированных клеток, заполненных запасными веществами.

Перикарп *C. songaricum* разрушается довольно скоро после отделения плодов от материнского растения. Невскрывающиеся плоды этого вида можно определить, видимо, как плоды-семянки.

Обсуждение

Результаты, изложенные в описательной части настоящей работы и в предшествующей статье, также посвященной эмбриологии *C. songaricum* (Терёхин и др., 1975), позволяют сделать вывод о высокой степени оригинальности организации и развития эмбриологических структур *Cynomorium*. Основные особенности эмбриологии *Cynomorium songaricum* сводятся к следующему:

1) апокарпный гинецей с характерной организацией семяпочко-завязевого структурного комплекса; однокамерная завязь с морфологически не выраженной субмаргинальной плацентой и единственной висячей ортогемитропной, апотропной (по положению в завязи) семяпочкой;

2) нуцеллус окружен мощным интегументом; в семяпочке хорошо развита проводящая система; характерный признак — образование псевдонуцеллярного колпачка и отсутствие процессов дезинтеграции ткани нуцеллуса вплоть до последних стадий созревания семени;

3) зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу с частым образованием дополнительных антипод и весьма длительным функционированием антиподального аппарата;

4) эмбриогенез характеризуется отсутствием дифференциации подвеска, вариабельностью первых делений, типичными для покрытосеменных стадией октантов, и особенностями дифференциации эмбриодермы, рудиментарностью зрелого зародыша;

5) эндосперм целлюлярный, первое деление его инициальной клетки поперечное; гаусториальные структуры отсутствуют; клетки эндосперма в зрелом семени характеризуются своеобразными утолщениями вторичных клеточных оболочек.

Оригинальность эмбриологии *Cynomorium* состоит в том, что здесь наряду с закономерными для паразитных растений изменениями структур зародыша (редукция его органов и тканей) сохраняются высокодифференцированные структуры семяпочки. Последнее обстоятельство резко отграничивает *Cynomorium* от остальных представителей сем. *Balanophoraceae* и пор. *Santalales* в целом.

Таким образом, сопоставление результатов нашего исследования эмбриологии *Cynomorium songaricum* (Терёхин и др., 1975 и настоящее сооб-

щение) с данными, полученными при изучении эмбриологии сем. *Balanophoraceae* (Hofmeister, 1859; Fagerlind, 1945а, б, в; Терёхин, Яковлев, 1967, и др.), позволяет придти к заключению о существенных различиях в организации и развитии эмбриологических структур у *Cynomorium* и представителей сем. *Balanophoraceae*.

Сравнительные данные изучения эмбриологии *Cynomorium* и *Balanophoraceae* представлены в таблице в тексте.

Еще в 1967 г. Э. С. Терёхиным и М. С. Яковлевым при изучении эмбриологии *Balanophoraceae* в пределах этого семейства были выделены два типа эмбриологической организации: Balanophora-тип и Helosis-тип. В настоящее время представляется возможным говорить не о двух, а о трех типах эмбриологической организации в группе *Balanophoraceae—Cynomoriceae*. Сопоставление данных, приведенных в таблице, показывает, что Cynomorium-тип организации по всем существенным эмбриологическим признакам резко отличается от Balanophora-типа и значительно от Helosis-типа. Наиболее существенные различия касаются организации и развития завязи, семяпочки и зародыша. В то же время некоторые общие черты обнаруживаются в таких признаках, сходство которых без сомнения обусловлено образом жизни (эктопаразитизм). Отсюда следует, что основное внимание при изучении систематического положения *Cynomorium* и его родственных связей должно быть уделено сравнительному изучению структур, наименее подверженных конвергентным изменениям под влиянием сходного образа жизни, а именно — организации семепочко-завязевого комплекса и особенностям ранних и средних стадий эмбриогенеза.

Следуя этому принципу, мы пришли к следующим основным выводам.

1. Различия в организации и развитии завязи, семяпочки и зародыша у *Cynomorium* и изученных представителей сем. *Balanophoraceae* подтверждают возможность выделения рода *Cynomorium* из сем. *Balanophoraceae* в отдельное сем. *Cynomoriaceae* (Тахтаджян, 1966). Об этом же свидетельствуют и принципиальные различия в способах их вегетативного размножения.

2. Различия в организации и развитии основных эмбриологических структур у представителей подсем. *Balanophoroideae* (*Balanophora* и *Langsdorffia*), с одной стороны, и остальных изученных представителей сем. *Balanophoraceae*, с другой, позволяют поставить вопрос о выделении подсем. *Balanophoroideae* в отдельное семейство, за которым, по-видимому, должно быть оставлено прежнее название, объединявшее ранее растения с тремя типами эмбриологической организации (*Balanophoraceae*).

3. Степень эмбриологической гомогенности представителей, объединяемых нами в Helosis-тип организации, в настоящее время не поддается анализу вследствие недостаточной изученности эмбриологии этой группы паразитных растений. Тем не менее уже известные особенности организации и развития завязи, плацентарных структур и семяпочек в этой группе растений свидетельствуют до некоторой степени об известной гомогенности этих растений и необходимости их значительного (в ранге семейств) разъединения с представителями подсем. *Balanophoroideae*.

4. На основании проведенного эмбриологического анализа сем. *Balanophoraceae* представляется в настоящее время состоящим из трех семейств: *Cynomoriaceae*, *Balanophoraceae* (*Balanophora* и *Langsdorffia*) и, по-видимому, *Helosiaceae*.

5. Полученные данные свидетельствуют скорее о различном филогенетическом происхождении представителей трех типов эмбриологической организации (Cynomorium-тип, Helosis-тип и Balanophora-тип), чем о раннем их расхождении в процессе эволюции от одного корня. Черты сходства в габитусе, организации побега и соцветия, а также в некоторых терминальных, эмбриологических структурных признаках, несомненно, обусловлены конвергентными процессами под влиянием сходного образа жизни. Вследствие этого они не могут служить основанием для выводов

о близком родстве рассмотренных выше групп растений. Вместе с тем глубокие изменения в эмбриологических структурах рассмотренных выше групп растений под влиянием длительной эволюции в направлении приспособления к паразитному способу существования весьма затрудняют установление родственных связей между ними. Остается надеяться, что эти вопросы получат должное освещение после того, как будет исследована достаточно полно эмбриология группы растений, объединяемых нами сегодня в эмбриологический Helosis-тип. Сюда относятся малодоступные для исследования представители многих экзотических родов, таких как *Helosis*, *Scybalium*, *Corynaea*, *Rhopalocnemis*, *Ditepalanthus*, *Exorhopala* (*Helosidoideae*), *Ombrophytum*, *Lathrophytum*, *Juelia* (*Lophophytoideae*), *Sarcophyte*, *Chlamydophytum* (*Sarcophythoideae*), *Hachettea*, *Dactylanthus* (*Dactylanthoideae*) и *Mystropetalon* (*Mystropetaloideae*). Слабая изученность перечисленных выше растений позволяет смотреть на будущий прогресс наших знаний о родственных связях баланофороподобных представителей паразитных цветковых растений с некоторой долей оптимизма.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Терёхин Э. С. (1973). Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных *Angiospermae*. Автореф. докт. дисс. — Терёхин Э. С., М. С. Яковлев. (1967). Эмбриология *Balanophoraceae* (к вопросу о гомологиях «цветка» *Balanophora*). Бот. ж., 52, 6. — Терёхин Э. С., М. С. Яковлев, З. И. Никитичева. (1975). Развитие микроспорангия, пыльцевых зерен, семяпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*). Бот. ж., 60, 2. — Fagerlind F. (1945а). Bildung und Entwicklung des Embryosacs bei sexuellen und agamospermischen *Balanophora*-Arten. Svensk. bot. Tidskr., 39, 1. — Fagerlind F. (1945б). Bau der floralen Organe der Gattung *Langsdorffia*. Svensk. bot. Tidskr., 39, 1. — Fagerlind F. (1945в). Blüte und Blütenstand der Gattung *Balanophora*. Bot. Notiser, 4 : 330—350. — Hofmeister W. (1859). Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen, 1. — Juel H. O. (1903). Zur Entwicklungsgeschichte des Samen von *Cynomorium*. Beich. Bot. Zblt., 13 : 194—202. — Weddel H. (1858—1861). Memoire sur le *Cynomorium coccineum*, parasite de l'ordre des Balanophorees. — Archives Muséum d'histoire naturelle, Paris, 10 : 269—308.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 9 IV 1975.

УДК 537.533.35 : 581.162.1 : 581.174 : 581.143.6

К. Я. Биль, Л. А. Опарина

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК И ПЛАСТИД В КУЛЬТУРЕ ТКАНИ ПРИ ГЕТЕРОТРОФНОМ И АВТОТРОФНОМ ПИТАНИИ

K. Ja. BILL, L. A. OPARINA. ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES OF CELLS AND PLASTIDS DURING CHANGE FROM TISSUE CULTURE HETEROTROPHIC NUTRITION TO AUTOTROPHIC ONE

Изучены ультраструктурные особенности клеток и пластид в корневой ткани *Ruta graveolens* при гетеротрофном и автотрофном питании. В освещенных тканях, выращиваемых на полной питательной среде, фотогетеротрофные клетки верхних слоев каллусов имеют недоразвитые хлоропласты и большое количество митохондрий. Автотрофные зеленые клетки верхних слоев каллусов, выращиваемых на среде без сахарозы, содержат хорошо развитые хлоропласты, образующие периферический ретикулум и выпячивания. Наряду с формированием плазмодесм, инвагинаций плазмалеммы, отсутствием срединной пластинки между оболочками смежных клеток эти ультраструктурные особенности хлоропластов, вероятно, обеспечивают симпластный транспорт.

Многие изолированные ткани растений при помещении на свет могут проявлять способность к фотосинтезу, используя фиксированную углекислоту для образования фосфорных эфиров сахаров, сахарозы, органи-

ческих и аминокислот (Laetsch, Stettler, 1965; Bergmann, Bälz, 1966; Bergmann, 1967; McLaren, Thomas, 1967; Кузнецова и др., 1972). Однако, обладая полным набором ферментов цикла Кальвина, они фиксируют CO_2 значительно медленнее листьев. Низкий уровень фотосинтеза и активности РДФ-карбоксилазы, вероятно, обусловлен неполным развитием фотосинтетического аппарата клеток в условиях фотогетеротрофного (на среде с сахаром при освещении) питания (Fucami, Hildebrandt, 1967; Hanson, Edelman, 1972). Попытки повысить фотосинтез изолированных тканей путем изменения компонентов питательной среды, интенсивности и спектрального состава света не увенчались успехом (Hildebrandt и др., 1963; Jaspars, 1965; Bergmann, Berger, 1966). Положительный результат был достигнут при исключении из питательной среды сахарозы, в результате чего получены автотрофные ткани, способные расти за счет фотосинтетического усвоения углекислоты (Bergmann, 1967; Corduan, 1970; Chandler и др., 1972; Hanson, Edelman, 1972).

Растительные ткани при выращивании в культуре представляют интерес для изучения формирования фотосинтетического аппарата. Морфогенез хлоропластов в них в основном подобен наблюдающемуся в листьях (Laetsch, Stettler, 1965; Venketesvaren, 1965; Матиенко, Недуха, 1971; Davey и др., 1971). Однако пластиды каллусных тканей, в отличие от этиолированных листьев, в темноте не образуют проламеллярных тел, а формируют комплексы мембран, из которых на свету возникают тилакоиды (Israel, Steward, 1967; Sjolund, Weier, 1967; Sunderland, Wells, 1968).

В данной работе проведено сравнительное изучение ультраструктуры клеток корневой ткани *Ruta graveolens*, выращенных в условиях фотогетеротрофного и автотрофного питания.

Методы и материалы

Для получения автотрофной культуры в качестве исходных были выбраны гетеротрофные ткани руты, дыни и табака, которые выращивали на среде Мурасиге и Скуга (Murashige, Scoog, 1962) при температуре 26+2° и освещении 5000 лк в течение 14 час. С целью адаптации к условиям автотрофного роста из них получали предкультуры, которые росли в течение двух недель на среде с уменьшенным вдвое количеством витаминов и ауксинов. Затем предкультуры переносили на питательную среду без сахарозы и продували газовой смесью (1% CO_2+99% N_2). Из выбранных объектов способность к автотрофному росту была обнаружена только у ткани руты в течение двух недель, вдвое увеличившей массу клеток на среде без сахарозы.

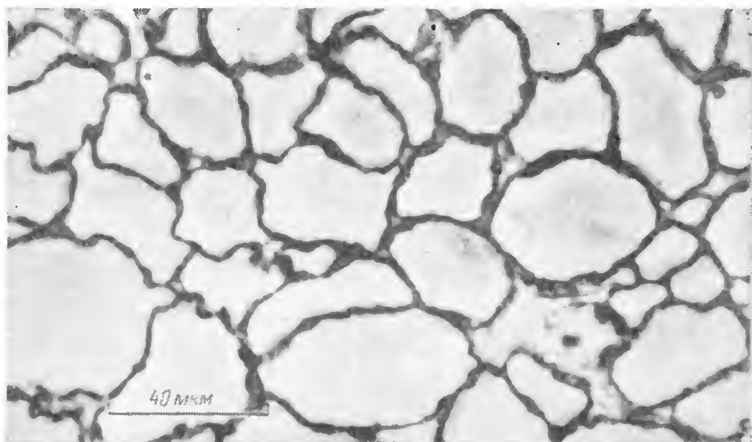
Для исследования ультраструктуры клеток из поверхностного и внутреннего слоев авто- и фотогетеротрофной тканей вырезали по 1 $мм^3$ и фиксировали 4%-м глутаровым альдегидом на 1/15 М фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 24 час. После отмывания материал дофиксировали 4 часа при температуре 0—4° 2%-й четырехокисью осмия на фосфатном буфере (pH 7.2), обезвоживали в спиртах повышающейся концентрации с одновременным окрашиванием насыщенным уранилацетатом в 70%-м этаноле и заливали в эпон 812. Срезы, полученные на микротоме LKB, контрастировали цитратом свинца (Reynolds, 1963) и просматривали в электронном микроскопе УЭМВ-100К.

Результаты и обсуждение

В условиях описанного эксперимента автотрофно растущая ткань по сравнению с фотогетеротрофной, культивируемой на среде с сахарозой, имела небольшой коэффициент роста. Она представляла собой компактную массу зеленого цвета, состоящую из гетерогенных клеток диаметром 38—80 мкм.

Фотогетеротрофная ткань в отличие от автотрофной рыхлая, слабо окрашена в зеленый цвет, с клетками диаметром 33—137 мкм (рисунок).

Изучение анатомии позволило условно выделить в каждой культуре два типа клеток. Так же, как и у гетеротрофной ткани, выращенной в темноте, значительную часть внутренних слоев авто- и фотогетеротрофной культур составляют крупные, бесцветные клетки. При просмотре в электронном микроскопе в них видны густая сеть шероховатого эндоплазматического ретикулума и большое количество крупных (2.5—4 мкм) митохондрий с хорошо развитыми кристами (табл. I, *1*, см. вклейку). Содержащиеся в верхних слоях каллусов мелкие клетки значительно изменяются в зависимости от условий выращивания. В фотогетеротрофной ткани они содержат небольшие (2—3 мкм) хлоропласты со слабо развитой ламеллярной структурой (табл. I, *2*). В пластидах, имеющих удлиненную форму, обычно содержится 2—4 спрессованных больших тилакоида. Однако встречаются овальные хлоропласты, в которых тилакоиды, собранные по 4—7,



Анатомическое строение клеток фотогетеротрофной ткани.

образуют стопки, напоминающие граны. В этих пластидах часто содержатся липидные капли, количество и размер которых могут сильно варьировать (табл. I, *3*, *4*).

Клетки фотогетеротрофной ткани содержат много митохондрий (табл. I, *5*). Плазмалемма в них образует многочисленные инвагинации, направленные в сторону цитоплазмы (табл. I, *2*), а между оболочками клеток сохраняется срединная пластинка (табл. I, *2*, *3*, *5*), как и в бесцветной ткани первого типа (табл. I, *1*). Следует отметить, что в оболочках клеток фотогетеротрофной ткани обоих типов на серийных срезах мы не обнаружили плазмодесменных каналов. Вероятно, сахара диффундируют в верхние слои каллуса из питательной среды по свободному пространству, подобно апопластному транспорту в листьях (Курсанов, 1969, 1973; Курсанов, Бровченко, 1969).

В пигментированных клетках верхних слоев автотрофной ткани содержится большое количество развитых хлоропластов и гораздо меньше митохондрий, чем в фотогетеротрофной ткани. Хлоропласты, как правило, имеют овальную форму, с изредка встречающимися выпячиваниями (табл. II, *4*, см. вклейку). Ламеллярная структура в них хорошо развита. Наряду с обычными гранами, состоящими из коротких (0.1—0.2 мкм) тилакоидов, встречаются проходящие почти по всей длине хлоропласта стопки, спрессованные из 4—7 тилакоидов. Электронно-плотная строма, отграниченная от цитоплазмы двойной мембраной, содержит много осмиофильных глобул (табл. II, *5*) и крахмала.

В хлоропластах автотрофной ткани обнаруживается развитая система каналов, которую можно идентифицировать как периферический ретикулум (табл. II, *4*), а в цитоплазме клеток наблюдается большое количество

свободных (табл. II, *1—4*) и связанных с эндоплазматической сетью рибосом (табл. II, *6*). Митохондрии имеют электронно-плотный матрикс и развитые кристы (табл. II, *2*, *4*).

Плазмалемма в клетках как автотрофной, так и фотогетеротрофной ткани образует множество инвагинаций, однако между хлорофиллсодержащими клетками отсутствует срединная пластинка, а в оболочках наблюдается значительное количество плазмодесменных тяжей. Наряду с плазмодесмами, проходящими сквозь оболочки соседних клеток (табл. II, *2*, *3*), встречаются плазмодесмы, выходящие в межклетные пространства (табл. II, *7*), размеры которых резко увеличиваются в поверхностном слое автотрофной ткани. Эти пространства заполнены тонкими, короткими волоконцами и аморфными телами овальной формы (табл. II, *8*).

Известно, что в некоторых случаях межклетники образуются в результате автолиза окружающих клеток (Парамонова, 1973). В описанных опытах обширные межклетники, не содержащие фрагментов или целых органоидов клеток, мы наблюдали только у фотосинтезирующей ткани. Вероятно, их образование вызвано появлением новых функций и, по-видимому, связано с началом дифференциации тканей. В отличие от фотогетеротрофной культуры автотрофная ткань питается за счет фотосинтетических метаболитов, причем передвижение ассимилятов происходит от поверхностных, фотосинтезирующих клеток к внутренним, не содержащим хлоропластов. Вероятно, межклетники способствуют транспорту продуктов фотосинтеза.

Появление плазмодесменных каналов только в оболочках между клетками с хорошо развитыми хлоропластами свидетельствует о том, что в автотрофной ткани наряду с апопластным транспортом ассимилятов в не содержащие хлоропласты клетки нижних слоев может иметь место симпластный механизм передвижения различных соединений, необходимый для фотосинтетической деятельности клеток.

Дальнейшее изучение ультраструктурных особенностей органелл клеток в культуре тканей при переходе их к автотрофному питанию и дифференциации должно способствовать выяснению механизма внутри- и межклетного передвижения сахаров и неуглеводных продуктов фотосинтеза.

Авторы выражают признательность Ю. С. Карпилову и В. С. Полевой за постоянное внимание, которое они проявляли к работе.

ЛИТЕРАТУРА

Кузнецова Л. Г., Л. А. Опарина, В. С. Полевая, Н. Г. Доман. (1972). О путях использования углерода культурами тканей табака. Биохимия, 37, 2. — Курсанов А. Л. (1969). Свободное пространство и транспорт метаболитов в паренхимных тканях. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Курсанов А. Л. (1973). Фотосинтез и транспорт ассимилятов в листовой пластинке. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 20 (123). — Курсанов А. Л., М. И. Бровченко. (1969). Свободное пространство как промежуточная зона между фотосинтезирующими и проводящими клетками листовой пластинки. Физиол. раст., 16, 6. — Матиенко Б. Т., Е. М. Недуха. (1971). Образование хлоропластов в культуре ткани моркови. Цитология и генетика, 5, 3. — Парамонова Н. В. (1973). О происхождении органелл в схизогенных межклетниках стебля гороха. Физиол. раст., 20, 9. — Bergmann L. (1967). Wachstum grüner Suspensionskulturen von *Nicotiana tabacum* var. «Samsum» mit CO_2 als Kohlenstoffquelle. Planta (Berl.), 74, 3. — Bergmann L., A. Bälz. (1966). Der Einfluß von Farblicht auf Wachstum und Zusammensetzung pflanzlicher Gewebekulturen. Planta (Berl.), 70, 1. — Bergmann L., Ch. Berger. (1966). Farblicht und Plastidendifferenzierung in Zellkulturen von *Nicotiana tabacum* var. «Samsun». Planta (Berl.), 69, 1. — Chandler M. T., N. T. Marsac, J. Kouchkovsky. (1972). Photosynthetic growth of tobacco cells in liquid suspension. Canad. J. Bot., 50, 11. — Corduan G. (1970). Autotrophe Gewebekulturen von *Ruta graveolens* und deren CO_2-Markurungsproducte. Planta (Berl.), 91, 4. — Davey M. R., M. W. Fowler, H. H. Street. (1971). Cell clones contrasted in growth morphology and pigmentation isolated from a callus culture of *Atropa beladonna* var. *lutea*. Phytochemistry, 10, 11. — Fucami T., A. C. Hildebrandt. (1967). Growth and chlorophyll formation in edible green plant callus tissues in vitro on media with limited sugar supplements. Bot. Mag. Tokyo, 80, 97. — Hanson A. D., I. Edelman. (1972). Photosynthesis by carrot tissue cultures. Planta (Berl.), 102. 1. — Hildebrandt A. C., I. C. Wilmar,

H. Johus, A. I. Riker. (1963). Growth of edible chlorophyllous plant tissue in vitro. Amer. J. Bot., 50, 3. — Israel H. W., F. C. Steward. (1967). Fine structure and development of plastids in cultured cell of *Daucus carota*. Ann. Bot., 31, 2. — Jaspars E. M. J. (1965). Pigmentation of tobacco grown gall tissues cultured in vitro in dependence of the composition of the medium. Physiol. Plantarum, 18, 4. — Laetsch W. H., D. H. Stettler. (1965). Chloroplast structure and function in cultured tobacco tissue. Amer. J. Bot., 52, 8. — McLaren J., D. R. Thomas. (1967). CO_2-Fixation, organic acid and some enzymes in green and colourless tissue cultures of *Kalanchoe grenata*. New. Phytol., 66, 4. — Murashige T. I., T. Scoog. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures. Physiol. Plantarum, 15, 3. — Reynolds E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 1. — Sjolund R. D., T. E. Weier. (1967). An ultrastructural study of chloroplast structure and dedifferentiation in tissue cultures of *Streptanthus tortuosus* (*Cruciferae*). Amer. J. Bot., 54, 5. — Sunderland N., B. Wells. (1968). Plastid structure and development in green callus tissue of *Oxalis dispar*. Ann. Bot., 32, 126. — Venketeswaran S. (1965). Studies on the isolation of green pigmented callus tissue of tobacco and its continued maitenance in suspension cultures. Physiol. Plantarum, 18, 3.

Институт фотосинтеза
Академии наук СССР,
Пущино Московской области.

Получено 10 I 1975.

УДК 631.811.98 : 581.543.6 : 581.141/142 : 582.772.2

М. В. Разумова, М. Г. Николаева, Т. В. Далецкая

РОЛЬ ГОРМОНОВ В НАРУШЕНИИ ГЛУБОКОГО ПОКОЯ СЕМЯН ВИДОВ *ACER* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ ИХ ЗРЕЛОСТИ

M. V. RASUMOVA, M. G. NIKOLAEVA, T. V. DALETSKAJA. THE ROLE OF PHYTOHORMONES IN BREAKING DEEP DORMANCY OF *ACER* SEEDS, DEPENDING OF THEIR MATURITY

Впервые найден способ замены длительной холодной стратификации глубокопокоящихся семян кратковременной обработкой гормонами. Показано, что у *Acer tataricum* и *A. platanoides* зрелые семена (без околоплодника) прорастают в тепле при 18—20 и 9—10° после обработки их кинетином (К $5 \cdot 10^{-2}$%) в количестве 50—80%. Для прорастания незрелых семян этих видов необходимо воздействие кинетина совместно с гиббереллином (ГК 10^{-2}%). Проростки, полученные из нестратифицированных семян под влиянием К, дают нормальные сеянцы.

В течение многих лет исследователи пытались выяснить сущность действия низкой температуры на покой семян. Предпринимались многочисленные попытки заменить действие холода другими факторами. Однако успех был достигнут только в отношении семян с неглубоким физиологическим покоем, который снимается под влиянием кратковременного охлаждения, а также при повреждении или удалении покровов. В частности, было найдено, что гиббереллин (ГК) вызывает прорастание покоящихся семян салата, сосны и т. д. (Khan, 1960; Kopcewicz, 1970). В то же время оказалось, что этот гормон не способен заменить или хотя бы сократить длительную холодную стратификацию интактных семян, находящихся в глубоком физиологическом покое. ГК лишь в той или иной мере стимулирует рост изолированных зародышей и их доразвитие внутри семян некоторых видов.

Значительно меньше известно о действии на прорастание семян кинетина (К). Имеются сообщения, что К стимулирует прорастание семян салата (Miller, 1958), а также *Acer pseudoplatanus* (Pinfield, Stobart, 1972; Webb, Wareing, 1972), покой которых неглубок. Было высказано предположение, что повышение содержания цитокининов приводит к нарушению глубокого покоя семян (Staden и др., 1972). Тем не менее попытка с помощью ГК и К снять покой у семян *Acer platanoides* не имела успеха (Pinfield и др., 1974).

Однако нами недавно было обнаружено, что длительную холодную стратификацию можно заменить действием К и у глубокопокоящихся семян (Николаева и др., 1973). Опыты показали, что у *Acer tataricum*, семена которого прорастают только после 3—4 месяцев стратификации при 0—3°, кинетин несколько усилил прорастание на холоде и вызвал прорастание нестратифицированных семян (без околоплодника) при 18—20°. Совместное действие гиббереллина и кинетина не дало дополнительного эффекта. В то же время у *Euonymus europaea*, семена которого характеризуются недоразвитым зародышем (Лодкина, 1966) и нуждаются сначала в теплой, а затем в холодной стратификации, нарушение покоя в тепле было вызвано обработкой ГК, а затем К. То же наблюдалось и у *Panax ginseng* (Кофанова, 1974).

Важно было исследовать действие ГК и К на семена, находящиеся в глубоком покое, в зависимости от наличия покровов и температуры. Опыты ставились на семенах *Acer tataricum* и *A. platanoides*. Последние также обладают глубоким покоем, который снимается 2—4 месячной стратификацией при 0—3°. Ни интактные семена (в плодиках) этих видов, ни семена, лишенные околоплодника, в тепле при температуре выше 9° не прорастают. Удаление околоплодника почти не сокращает длительности предпосевной подготовки. И только после полного или частичного удаления семенной кожуры небольшой процент зародышей трогается в рост. При этом их прорастание растянуто, а появляющиеся проростки нередко имеют ненормальный вид.

Обработка гормонами производилась нами после 4—7-дневного набухания семян в воде. Семена обоих видов в околоплоднике и без него намачивались в растворах ГК 10^{-2}% и К $5 \cdot 10^{-2}$%, а зародыши клена татарского, частично освобожденные от кожуры, намачивались в растворах ГК 10^{-2}% и К $5 \cdot 10^{-3}$%. Обработка длилась два дня, а при совместном внесении ГК и К она осуществлялась последовательно, по 2 дня в растворе каждого гормона. Проращивание проводилось в темноте при различной температуре. В каждом варианте проращивалось по 20 семян в трех повторностях.

Двухлетние данные показали, что обработка гормонами семян или не влияла на прорастание вообще, или давала довольно слабый эффект на холоде при 0—3°. Так, на интактные семена клена татарского ГК (рис. 1, *А*, *кривые 1—4*) не оказал никакого действия; кинетин, в отличие от полученных ранее данных, ни отдельно, ни совместно с ГК также не стимулировал прорастание таких семян. У клена остролистного (рис. 1, *Б*) обработка интактных семян и кинетином, и гибберелловой кислотой вызывала некоторую стимуляцию прорастания. Четкое, хотя в большинстве случаев и небольшое стимулирующее действие К отдельно и совместно с ГК в условиях холода наблюдалось у семян обоих видов, лишенных околоплодника (рис. 1, *А—В*, *5—8*). Более сильная стимуляция была получена у зародышей клена татарского (рис. 1, *А*, *9—12*); обработка К и К вместе с ГК ускорила их прорастание по сравнению с контролем приблизительно на 20 дней. Таким образом, при удалении покровов стимулирующее действие К усиливается.

Особый интерес представляет реакция семян на обработку гормонами при 9—10 и 18—20°, т. е. при температурах, не нарушающих покоя. Все попытки вызвать прорастание зрелых интактных семян без стратификации пока не дали результатов. Обработка семян без околоплодника раствором ГК также была безуспешной (рис. 2, *А—Е*, *1*, *2*). Между тем двухдневное намачивание в растворе К оказало на такие семена сильное стимулирующее действие; при 9—10° зрелые семена клена татарского без околоплодника за 2 месяца прорастали на 50% (рис. 2, *А*, *3*, *4*), а клена остролистного — на 70—80% (рис. 2, *Б*, *3*, *4*). Сходный эффект был получен при 18—20° (рис. 2, *Г*, *Д*, *3*, *4*). Наиболее сильно реагировали на обработку кинетином изолированные зародыши. Они прорастали на 100% при 9—10° за 20 дней, а при 18—20° — за 10 дней (рис. 2, *А*, *Г*, *6—8*). Мы видим, что кинетин заменяет холодную стратификацию, необходимую

для прорастания данных видов клена. При этом в тепле реакция семян на такую обработку также усиливается по мере удаления покровов и указанные различия проявляются гораздо резче.

Прорастание в тепле зародышей и семян под влиянием К начиналось с сильного разрастания семядолей, которое вызывало растрескивание

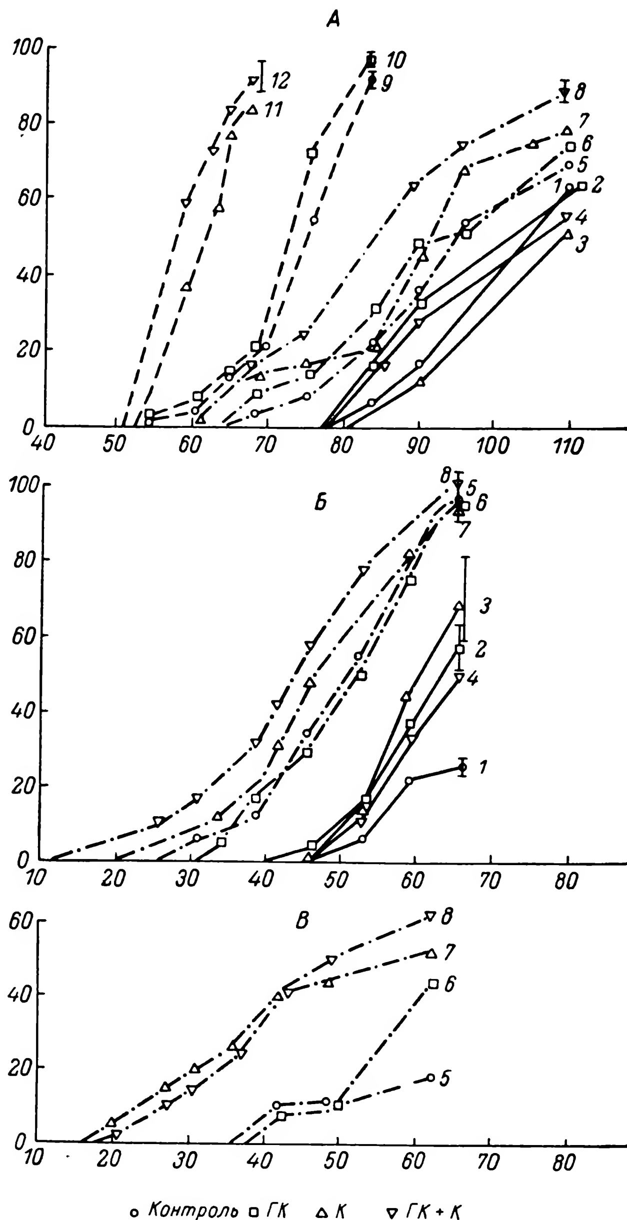


Рис. 1. Прорастание семян *Acer tataricum* (*А*) и *A. platanoides* (*Б* — опыт 1973 г. и *В* — опыт 1974 г.) при 0—3° в зависимости от наличия или отсутствия покровов и действия ГК и К.

1—4 — семена в околоплоднике, *5—8* — семена без околоплодника, *9—12* — изолированные зародыши; *по оси ординат* — процент прорастания, *по оси абсцисс* — число дней прорастания.

семенной кожуры (таблица). Это разрастание было наиболее значительным при 18—20°, слабее при 9—10°. Вскоре за ростом семядолей начинал расти гипокотиль и образовывался корень. На холоде такого разрастания семядолей не происходило.

До сих пор было известно, что нормальный рост сеянцев обеспечивается только воздействием на семена пониженной температурой (Заборовский и др., 1962, и др.), или длинным днем и интенсивным освещением (Николаева, 1967). Выращивание сеянцев из нестратифицированных семян, проросших под влиянием К и К+ГК при 18—20 и 9—10°, проводившееся на 10—12-часовом дне при естественном освещении в марте—апреле

показало, что такая обработка не только вызывает прорастание без воздействия низкой температурой, но и обеспечивает дальнейший нормальный рост проростков. После роста в течение месяца эти сеянцы не отличались от сеянцев из семян, проросших под влиянием холодной стратификации (рис. 3).

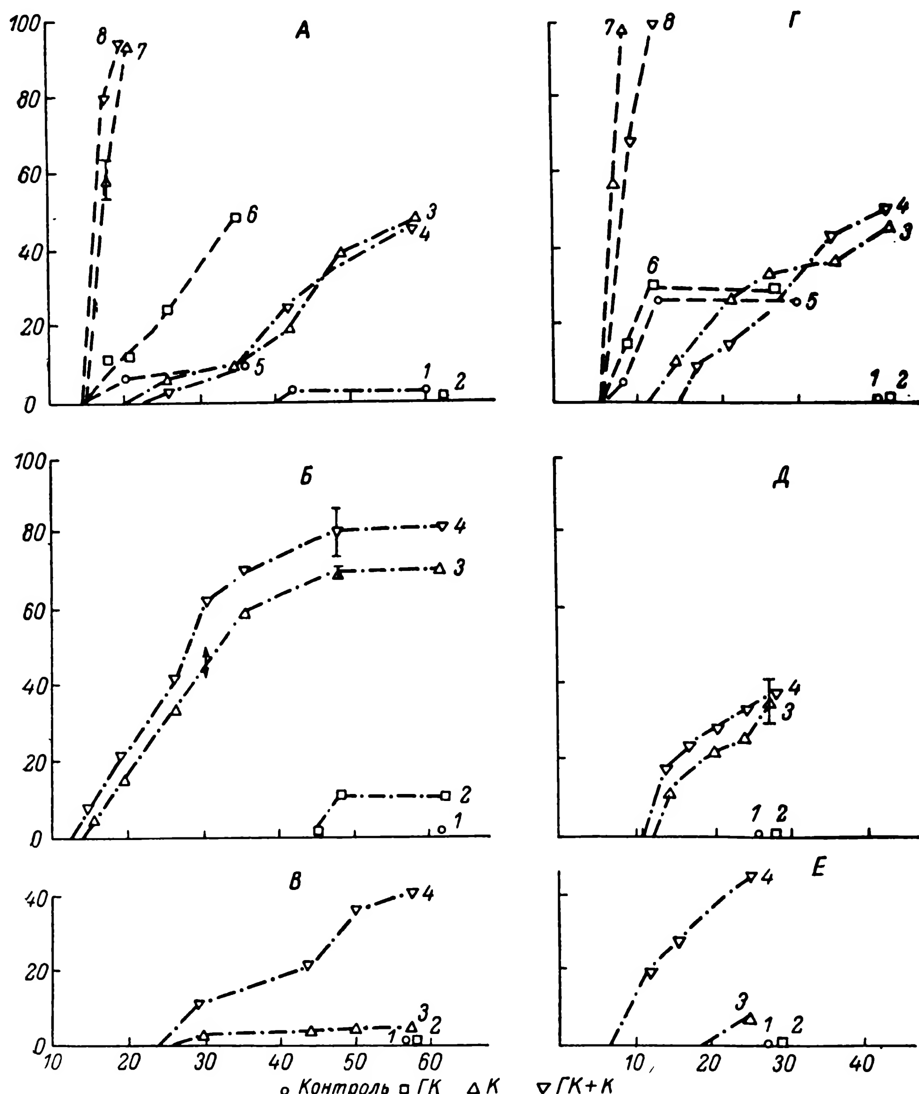


Рис. 2. Прорастание семян *Acer tataricum* (*А*, *Г*, *Е*) и *A. plantanoides* (*Б*, *В*, *Д*) в тепле в зависимости от наличия покровов, степени зрелости и действия ГК и К.

А—В — при 9—10°, *Г—Е* — при 18—20°; *А*, *Б*, *Г*, *Д* — зрелые семена, *В* и *Е* — незрелые семена; *1—4* — семена без околоплодника, *5—8* — изолированные зародыши. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Иначе реагировали на обработку гормонами незрелые семена (без околоплодника). Семена клена остролистного, собранные 30 IX (рис. 2, *В*), и клена татарского, собранные 5 IX (рис. 2, *Е*), т. е. за месяц до созревания, после обработки проращивались при 9—10° (первые) и при 18—20° (вторые). В отличие от зрелых, у этих не вполне зрелых семян один кинетин не стимулировал прорастание. Положительный эффект был получен только при обработке их К совместно с ГК.

Итак, для прорастания в тепле незрелых семян кленов необходима такая же обработка, как и для семян бересклета и женьшеня, которые

Размер семядолей (в мм) изолированных зародышей *Acer tataricum* в зависимости от температуры проращивания (на 13-й день опыта)

Обработка	При 9—10°		При 18—20°	
	длина	ширина	длина	ширина
Вода	9.0	5.0	9.0	5.0
К	9.3	5.6	14.7	7.9
ГК+К	9.6	5.7	13.7	7.5

характеризуются недоразвитием зародыша. Очевидно, для кленов ГК также необходима для завершения развития зародыша. В то же время

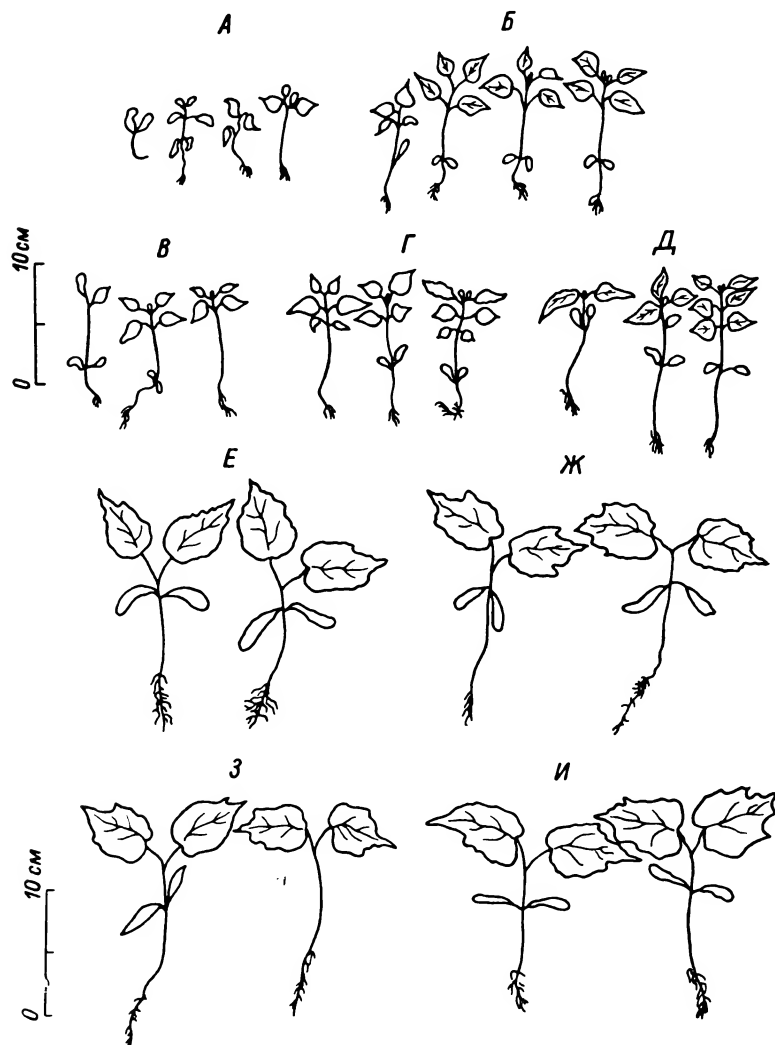


Рис. 3. Вид сеянцев *Acer tataricum* (*А—Д*) и *A. platanoides* (*Е—И*) после одного месяца выращивания (март—апрель) при 20°.

А — из зародышей после одного месяца стратификации семян при 20°; *Б*, *Е* — то же при 0—3°; *В—Д* и *Ж—И* — из нестратифицированных семян (без околоплодника), проросших после обработки их ГК (*В*), К (*Г*, *Ж*, *З*) и ГК+К (*Д*, *И*); *Ж* — обработка К и проращивание зародышей при 9—10°, в остальных вариантах — при 20°.

морфологически вполне развитому зародышу для прорастания достаточно одного кинетина. Известно, что существенным моментом доразвития зародыша является заложение комплексов клеток (Лодкина и др., 1971).

У бересклета и женьшеня это происходит под влиянием теплой стратификации, а у клена татарского и, вероятно, у клена остролистного эти комплексы закладываются в процессе созревания. На этом основании М. Г. Николаевой (1974) было высказано предположение, что ГК нужен для образования этих комплексов, т. е. для деления клеток, не сопровождающегося их растяжением. А для того, чтобы вызвать растяжение клеток комплексов, приводящее к прорастанию, необходим кинетин.

Таким образом, можно считать установленным, что для глубокопокоящихся семян клена (2 вида), бересклета и женьшеня найдены условия обработки гормонами, заменяющие длительную холодную стратификацию. Действие этих гормонов слабее проявляется на холоде. У одних видов эффект выше при 9—10°, у других он проявляется в более широком температурном диапазоне. Большой интерес должно представить выявление эффективных условий обработки покоящихся семян других видов.

ЛИТЕРАТУРА.

Заборовский Е. П., Н. Н. Варасова, А. К. Семенова. (1962). Об ускорении подготовки к прорастанию семян клена остролистного. Сборник работ по лесн. хоз., V. — Кофанова Н. Н. (1974). Влияние кинетина и гиббереллина на прорастание семян женьшеня. В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Тез. докл. IV Всес. совещ. Новосибирск : 195. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaea* L. в период стратификации семян. Бот. ж., 51, 5. — Лодкина М. М., А. И. Ляшук, М. Г. Николаева. (1971). Анатомические изменения зародышей *Acer tataricum* при созревании и в процессе стратификации семян. Бот ж., 56, 3. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г. (1974). Роль фитогормонов в процессе созревания и прорастания семян. В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск. — Николаева М. Г., Т. В. Далецкая, М. В. Разумова, Н. Н. Кофанова. (1973). Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского и клена татарского. Физиол. раст., 20, 4. — Khan A. (1960). Promotion of lettuce seed germination by gibberellin. Plant Physiol., 35, 3. — Kopcewicz J. (1970). Studies of the mechanism of light and low temperature action on germination in seeds of scots pine (*Pinus silvestrs* L.). 1. Effect of some growth regulators on the germination of pine seeds in darkness. Acta Soc. Bot. Polon., 39, 1. — Miller C. O. (1958). The relationship of the kinetin and red-light promotions of lettuce seed germination. Plant Physiol., 33, 2. — Pinfield H. J., A. K. Stobart. (1972). Hormonal regulation of germination and early seedling development in *Acer pseudoplatanus*. Planta, 104, 2. — Pinfield H. J., H. V. Davies, A. K. Stobart. (1974). Embryo dormancy in seeds of *Acer platanoides*. Physiol. plantarum, 32, 3. — Staden J. van, D. P. Webb, P. F. Wareing. (1972). The effect of stratification on endogenous cytokinin levels in seed of *Acer saccharum*. Planta, 104, 2. — Webb D. P., P. F. Wareing. (1972). Seed dormancy in *Acer*: endogenous germination inhibitors and dormancy in *Acer pseudoplatanus* L. Planta, 104, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 VI 1975.

УДК 581.5+581.9]582.912.4(477)

Г. К. Смык

УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *RHODODENDRON LUTEUM* SWEET (*ERICACEAE*) НА СЛОВЕЧАНСКО-ОВРУЧСКОМ КРЯЖЕ (УКРАИНА, ЖИТОМИРСКОЕ ПОЛЕСЬЕ)

G. K. SMYK. CONDITIONS OF GROWTH AND SPREADING OF *RHODODENDRON LUTEUM* SWEET (*ERICACEAE*) ON SLOVECHANSKO-OVRUCHSKY HEIGHTS (UKRAINE)

Rhododendron luteum Sweet на Словечанско-Овручском кряже (Житомирское Полесье) и в его окрестностях приурочен исключительно к обнажениям кристаллических пород овручской серии или к продуктам их разрушения. Случаев произрастания этого растения на сфагновых торфяниках автор не наблюдал. Наличие же сфагновых мхов для произрастания рододендрона желтого не является обязательным. Сохранение этого реликта с третичного периода до настоящего времени обусловлено существованием названного кряжа, который в течение всей своей истории не подвергался трансгрессии моря и служил убежищем для рододендрона желтого.

Загадка произрастания и распространения *Rhododendron luteum* Sweet на Украинском Полесье беспокоит многих исследователей со времени первой находки этого вида Миклером в окрестностях с. Губкова нынешней Ровенской области в 1795 г. С тех пор высказан ряд гипотез (Rheman, 1886; Paczoski, 1900; Raciborski, 1909; Тутковський, 1922; Szafer, 1923; Полянская, 1929; Лавренко, 1930; Вульф, 1933; Czeczott, 1937; Кондратюк, 1950, и др.), авторы которых пытались объяснить происхождение и распространение рододендрона желтого на Полесье. Все эти гипотезы детально рассмотрены в работе А. И. Барбарича (1962), и нет необходимости повторять их.

В течение 1960—1970 гг. мы исследовали рододендрон желтый на Словечанско-Овручском кряже (Житомирское Полесье), который является северо-западным окончанием Украинского кристаллического щита и сложен докембрийскими породами овручской серии (розовыми и красными кварцитами и песчаниками), во многих местах образующими поверхностные обнажения (Бондарчук, 1949, 1959; Маринич, 1962).

Наше внимание в последнее время привлекло своеобразие распространения этого растения в названном районе. Рододендрон желтый, образуя основные массивы зарослей на возвышенной кристаллической лесной части кряжа (приподнимающейся на 50—60 м над окрестными равнинными территориями), во многих местах выходит за геоморфологические границы этой части, встречаясь небольшими группами и единичными экземплярами на равнинных территориях, прилегающих к Словечанско-Овручскому кряжу. Именно произрастание рододендрона желтого на равнине, а также то, что в местах его обитания довольно часто встречаются сфагновые мхи (поскольку в этих местах почти всегда имеются выходы грунтовых вод на поверхность и нередко наблюдается незначительное заболачивание), по-видимому, и породили предположение, поддерживаемое многими исследователями, что это растение на Полесье приурочено главным образом к сфагновым торфяникам (Зеров, 1938).

Однако нам никогда не приходилось наблюдать на Житомирском Полесье случаев произрастания рододендрона желтого на торфяниках. Это же подтверждает и Н. И. Бурчак-Абрамович (1956 : 93): «Автор . . . никогда не наблюдал, чтобы на Волыни рододендрон желтый рос непосредственно на торфяниковом болоте». В своей работе Бурчак-Абрамович описывает 26 местонахождений рододендрона желтого на Правобережье р. Случи. В этой местности, подчеркивает он, четвертичные отложения лежат на кристаллических породах, которые выступают на дневную поверхность многочисленными выходами скал». В этой же работе он пишет (1956 : 93): «По наблюдениям автора *Rhododendron luteum* Sweet чаще всего растет на песчаных низинах, иногда в непосредственном соприкос-

новении с периферийной зоной торфяниковых болот, по склонам более возвышенных точек рельефа, например на склонах гранитных и песчаниковых возвышенностей, покрытых тонкой песчанистой поволокой, и иногда на дюнных грядах». Бурчак-Абрамович, однако, не указывает на непосредственную приуроченность местопроизрастаний рододендрона желтого к обнажениям или к близко залегающим кристаллическим породам, лишь упоминая о них, как об одном из субстратов, на котором обитает это растение.

Наши детальные исследования условий произрастания рододендрона желтого вне возвышенной части Словечанско-Овручского кряжа, в его окрестностях, позволили установить, что и здесь, как и на самом кряже, это растение всегда приурочено к кристаллическим породам овручской серии, которые в большинстве случаев выступают здесь на поверхность, либо же скрыты на глубине до 1 м под слоем продуктов выветривания этих пород и под слоем почвы. Это относится ко всем окрестностям кряжа и особенно четко выражено в промежутке между Словечанско-Овручским и Белокоровичским кряжами, где по равнине тянется цепочка небольших возвышенностей с обнажениями кристаллических пород. Случаев же произрастания рододендрона желтого в окрестностях упомянутых кряжей при отсутствии близкого залегания кристаллических пород нам не встречалось.

То же самое выяснилось при исследовании образцов почвы, взятых в окрестностях г. Рокитно Ровенской области, удаленного от Словечанско-Овручского и Белокоровичского кряжей более чем на 100 км. Как и следовало ожидать, на Ровенщине рододендрон желтый также произрастает в местах с неглубоким залеганием (менее 2 м) кристаллических пород и на продуктах их разрушения, составляющих основу почв в местообитаниях этого растения.

Важно и то, что для всех известных на Полесье мест произрастания рододендрона желтого характерна высокая или повышенная влажность почвы, а нередко и заболачивание с развитием сфагновых мхов. Объяснение этого явления мы находим у Б. В. Виноградова (1964 : 221): «При подстилании водопроницаемых и водоносных пород (каковыми являются песчаные почвы кряжа, — *Г. С.*) отложениями плотными и водонепроницаемыми (к ним относятся кварциты и песчаники кряжа, — *Г. С.*) на склонах наблюдают линейные выклинивания грунтовых вод, полосы влажных почв и источники». К этому добавим только, что кристаллический фундамент Словечанско-Овручского кряжа весь разделен на блоки вертикальными трещинами (вследствие вертикальных движений земной коры), по которым вода поднимается из глубоких горизонтов, чем и объясняется обилие источников на кряже (Гойжевский, 1969). Именно к таким местам с выходами грунтовых вод из глубоких слоев и приурочен на Словечанско-Овручском кряже рододендрон желтый. Соседство же с рододендроном сфагновых мхов не является обязательным и тем более не всегда предшествует поселению в таких местах этого растения. Однако наличие мхов (чаще разных видов лиственных мхов, характерных для лесных формаций Полесья, а нередко и сфагновых) благоприятствует развитию рододендрона желтого, так как способствует сохранению более или менее стабильной влажности. Это особенно важно потому, что всходы этого растения развиваются медленно и очень страдают от колебаний влажности почвы и воздуха.

Необязательность наличия сфагновых мхов, а тем более сфагновых торфяников для произрастания рододендрона желтого видна из того, что на Кавказе это растение обитает в иных условиях (преимущественно на карбонатных почвах). По Бурчак-Абрамовичу (1956), на кавказских горах рододендрон желтый занимает более или менее сухие склоны гор и образует обычно подлесок в хвойных и лиственных лесах. Местами он поднимается в субальпийскую зону. В районе г. Сочи нам приходилось наблюдать густые заросли этого кустарника на карбонатных породах, плотно заселенных лесными лиственными мхами. И не случайно Вино-

градов (1964) относит рододендрон желтый (у него — это *Azalea pontica*) наряду с такими третичными реликтами лесной (боровой) флоры типа «*Daphne*», как *Cotinus coggygria*, *Daphne sophia*, *Ligustrum vulgare*, к переменным индикаторам меловых пород, которые, хотя и распространены преимущественно на карбонатных почвах, но могут встречаться и на немеловых грунтах. Это хорошо иллюстрирует и распространение рододендрона желтого на Словечанско-Овручском кряже, где во многих местах его произрастания сфагновые мхи отсутствуют, но кристаллические немеловые породы (их обнажения или продукты разрушения) имеются всегда.

Характерным является также отсутствие этого растения в лесостепной высокой части кряжа (Смик, 1965), где кристаллические породы погребены под толщей лёсса (5—20 м), происхождение которого на кряже не связано с породами овручской серии (Гойжевский, 1969).

Итак, рододендрон желтый как горное растение (Кузнецов, 1901) приурочен к горным кристаллическим породам (на кряже — к породам овручской серии) и продуктам их разрушения. Своим нынешним распространением на Полесье он обязан существованию Словечанско-Овручского и Белокоровичского кряжей и других возвышенностей, сложенных кристаллическими породами, которые в прошлом, по мнению Кужняра (Kuzniar, 1922), входили в единую горную систему — Скифский, или Полесский, вал. Нынешние местонахождения рододендрона желтого на Полесье в третичном периоде были, по-видимому, частью его общего ареала. Сохранение же рододендрона в Полесье с третичного времени до наших дней связано главным образом с наличием Словечанско-Овручского кряжа, который за 1300—1500 млн лет своего существования не подвергался трансгрессии моря (Семененко, 1964) и послужил убежищем, где этот вид остался как реликт.

ЛИТЕРАТУРА

Б а р б а р и ч А. І. (1962). Рододендрон жовтий — релікт третинної флори на Українському Поліссі. Укр. бот. ж., XIX, 2. — Б о н д а р ч у к В. Г. (1949). Геоморфологія УРСР. — Б о н д а р ч у к В. Г. (1959). Геологія України. — Б у р ч а к - А б р а м о в и ч Н. И. (1956). Рододендрон желтый *Rhododendron luteum* Sweet — реликт украинской и кавказской флоры. (Новые материалы о распространении рододендрона желтого на Волыньском Полесье). Изв. АН АзербССР, 10. — В и н о г р а д о в Б. В. (1964). Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. — В у л ь ф Е. В. (1933). Введение в историческую географию растений. — Г о й ж е в с к и й А. А. (1969). Рельеф Овручских возвышенностей и история его развития. Геол. ж., 29, 5. — З е р о в Д. К. (1938). Болота УРСР. Рослинність і стратиграфія. — К о н д р а т ю к Е. Н. (1950). Дикорастущая флора Житомирского Полесья и возможности ее использования в народном хозяйстве. Автореф. дисс. — К у з н е ц о в Н. И. (1901). Материалы для флоры Кавказа, 1. — Л а в р е н к о Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Ж. Русск. бот. общ., 15. — М а р и н и ч О. М. (1962). Українське Полісся. — П о л я н с к а я О. С. (1929). О распространении азалии на Волыни и в Белоруссии в связи с геологической историей. Природа, 9. — С е м е н е н к о Н. П. (1964). Геолого-тектоническая карта Украинского кристаллического щита. М. 1 : 1 000 000. Изд. АН УССР, К. — С м и к Г. К. (1965). Нарис флори Овруцько-Словечанського кряжа. Укр. бот. ж., XXII, 4. — Т у т к о в с ь к и й П. А. (1922). Кавказька красуня азалія (*Azalea pontica*) на Україні, її минуле, сучасне та майбутність. Наука на Украине, 4. — C z e c z o t t H. (1937). The distribution of species in Nothern Asia and the problem of Pontide. Mitteilungen Kgl. Naturw. Inst. in Sofia (Bulgarien), X. — K u ž n i a r C. (1922). Les curalides dans l'Europe septentrionale et centrale. Sprawozdanie Państwowego Inst. Geol., 1. — P a c z o s k i J. (1900). O formacjach roslinnych i o pochodzeniu flory poleskiej. Pamjèntnik Fisiograficzny, XVI, Warszawa. — R a c i b o r s k i M. (1909). *Azalea pontica* in Sandomierer Wald und ihre Parasiten. Bull. l'Acad. Sci. Cracovie: 385—391. — R h e m a n A. (1886). Kotlina Prypetji i blota pinskie pod względem przyrodniczym. Ateneum, II. — S z a f e r W. (1923). Trzeciorzedowe rosliny górskie na Walè Scytyjskem w ostoj Podolsko-Wolynskiej. Acta Soc. Bot. Polon., 1, 2.

Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Киев.

Получено 4 II 1974.

УДК 581.132 : 581.13 : 546.26 : 58(571.651.8

С. К. Назаров

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕРОДА У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ О. ВАЙГАЧ

S. K. NAZAROV. PHOTOSYNTHETIC CARBON METABOLISM IN CERTAIN PLANTS OF VAIGATCH ISLAND

У четырех видов высших растений о. Вайгач изучался фотосинтетический метаболизм углерода по динамике метки при стационарном поглощении $C^{14}O_2$. Оказалось, что растениям Арктики свойственна исключительно высокая углеводная направленность фотосинтетического метаболизма. В фосфоглицериновую кислоту и последующие продукты основного восстановительного пути включается 82.0—90.9% всего ассимилированного при фотосинтезе углерода. Среди продуктов углеводной природы у изученных растений доминирует сахароза. Объем стационарного фонда этого метаболита у *Myosotis asiatica* [1] может быть приблизительно оценен в 130—150 мкмолей CO_2 на 1 г сухого веса листьев. Значение неуглеводных альтернативных путей фотосинтеза у арктических видов невелико. Порядок образования серина и глицина у *Draba alpina*, определенный по времени полунасыщения пулов этих соединений радиоактивным углеродом, не соответствует последовательности их образования в гликолатном пути.

В последние годы, особенно в связи с Международной биологической программой, возрос интерес к исследованиям фотосинтеза как основы первичной продуктивности в Арктике. Работы, организованные в СССР на стационарах «Харп», «Таймыр», «о. Врангеля» и за рубежом (в Финской Лапландии, Гренландии и на Аляске), были посвящены в основном изучению интенсивности фотосинтеза и его зависимости от факторов внешней среды (Warren-Wilson, 1960, 1966; Ungerson, Scherdin, 1962, 1964; Нифонтова, 1970; Швецова, Вознесенский, 1970; Tieszen, 1970, 1972; Герасименко, Заленский, 1973). Однако в этих работах почти не затрагивался физиолого-биохимический аспект указанных вопросов. Отсутствие таких данных затрудняет понимание путей адаптации растений к крайним условиям существования в высоких широтах.

Летом 1973 г. мы проводили исследования фотосинтетического метаболизма углерода у типичных растений арктической тундры на северной оконечности о. Вайгач (70°24′ с. ш.).

В настоящей работе сделана попытка дать биохимическую характеристику фотосинтеза некоторых эдификаторов растительного покрова. Климат о. Вайгач морской, арктический. Среднегодовая температура воздуха, по данным 30-летних наблюдений полярной станции «Вайгач», составляет —6.9°. Абсолютные минимумы температуры для всех месяцев года отрицательны, абсолютные максимумы — положительны. Следовательно, во всех месяцах года возможна оттепель, так же как в любом месяце могут быть заморозки. В течение четырех месяцев (июнь—сентябрь) держатся невысокие положительные температуры. Самым теплым месяцем является август со средней температурой 5.7°. Относительная влажность воздуха высокая на протяжении всего года и летом может достигать 92%.

Лето 1973 г. было на о. Вайгач сухим и теплым. Средние температуры в июле и в августе были выше многолетних на 2—3°.

Район исследований расположен в пределах подзоны арктических тундр. Это прибрежная равнина, пересеченная каменистыми грядами и остатками древних береговых валов, изрезанная многочисленными ручьями и реками, текущими в глубоких каньонах. На описываемых территориях острова развиты пятнистые и полигональные тундры. Для плакорных участков здесь наиболее типична злаково-разнотравно-кустарничково-моховая тундра. На вершинах каменистых гряд и открытых участках морского побережья как интразональное явление встречаются полярнопустынные растительные группировки.

В качестве объектов исследования были выбраны четыре вида растений из различных местообитаний: *Caltha arctica* (*Ranunculaceae*) — из

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР».

сырых заболоченных тундр по берегам водоемов; *Draba alpina* (*Cruciferae*) — обычный для щебнистых и каменистых склонов; *Myosotis asiatica* (*Boraginaceae*) — во влажных тундрах по берегам водоемов; *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) — в нижних частях склонов.

Методика исследования

Для решения поставленной задачи применяли кинетический метод оценки основных показателей восстановления углерода по динамике метки при стационарном поглощении $C^{14}O_2$. Для опытов брали полностью сформированные листья растений, находящихся в фазе цветения.

$C^{14}O_2$ вводили в изолированные листья с помощью прибора, описанного ранее А. Т. Мокроносовым и А. В. Добровым (1973). Использовали $C^{14}O_2$ с удельной активностью 25 мкюри/л. Концентрация CO_2 в камере составляла 0.3—1%. Листья экспонировали при естественном освещении. Длительность экспозиции последовательно нарастала от 30 сек. до 20 мин. Таким образом, для каждого вида получали серию образцов, имеющих линейную зависимость радиоактивности от времени экспозиции. Листья фиксировали в парах кипящего этанола и высушивали. Дальнейший анализ проводили общепринятым методом радиохимического анализа с применением 2-мерной бумажной радиоавтохроматографии. Радиометрические показатели пересчитывали на мкмоли CO_2, применяя для этой цели стандартные мишени-эталоны из препаратов $BaC^{14}O_3$.

Анализ кривых радиоактивности отдельных соединений проводили на основе критериев, разработанных О. Ф. Кээрбергом (1972). Скорости заполнения фондов отдельных метаболитов рассчитывали по углу наклона кривой (ранние продукты) или ее асимптоты (промежуточные и конечные продукты) к оси абсцисс. Для метаболитов, пулы которых успевают за 20 мин. насытиться радиоактивным углеродом, оказалось возможным определить время полунасыщения и объемы стационарных фондов.

Результаты исследования

Качественная специфика фотосинтетического метаболизма углерода у различных видов растений определяется в значительной степени тем, какая доля ассимилированного углерода восстанавливается до уровня сахаров и сколько его используется в альтернативных путях фотосинтеза.

Повышенное содержание углеводов, в частности сахарозы, в разных органах арктических растений отмечалось ранее (Russel, 1940, 1948; Warren-Wilson, 1957, 1960). Однако осталось неясным, является ли это следствием высокой углеводной направленности фотосинтеза или результатом накопления углеводов при вторичных синтезах. Наши данные (табл. 1) показывают, что для арктических растений характерно доминирование основного углеводного пути и слабое функционирование неуглеводных каналов метаболизма. Углеводы являются практически единственным продуктом фотосинтеза у всех изученных растений. Показательным в этом отношении является параллельный ход кривых, отражающих скорость ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями, и увеличение суммарной радиоактивности двух основных форм углеводов — сахарозы и крахмала (рис. 1 и 2). Фотосинтетический метаболизм углерода у арктических растений неразветвлен, и поэтому больше чем в каком-либо другом случае отвечает известной формуле фотосинтеза $CO_2+2H_2O=(CH_2O)+O_2+H_2O$. Высокая доля ассимилятов, восстановленных до уровня CH_2O, свидетельствует о большой энергетической эффективности восстановления углерода у арктофилов.

Представляет интерес соотношение образования двух основных форм углеводов — сахарозы и крахмала. В листьях арктических растений доминирует образование транспортной формы. В сахарозу за 20 мин. ассимиляции включается в 2—6 раз больше метки, чем в крахмал. Примерно в таком же соотношении находятся скорости синтеза этих двух продуктов

ТАБЛИЦА 1

Распределение C^{14} между углеводами и продуктами неуглеводной природы после 20-минутной ассимиляции $C^{14}O_2$

Виды	Сумма учтенных углеводов + фосфоглицерат		Сумма учтенных неуглеводных продуктов	
	мкмоли	%	мкмоли	%
Caltha arctica	225.95	90.9	16.51	6.6
Saxifraga cernua	117.87	86.0	10.87	8.0
Draba alpina	242.54	85.7	37.19	12.4
Myosotis asiatica	203.43	82.0	30.23	12.1

Примечание. Указаны мкмоли CO_2 на 1 г сухого веса листьев и в процентах от общего количества CO_2, ассимилированного за 20 мин.

(табл. 2). Эта особенность метаболизма растений Арктики может быть обусловлена двумя причинами. 1) Необходимость активного транспорта образующихся при фотосинтезе ассимилятов в запасающие органы в условиях короткого вегетационного периода. В литературе имеются сведения о повышенном содержании сахарозы у растений, у которых велика доля нефотосинтезирующих органов (Norris и др., 1955). Вероятно, для тундровых растений это обстоятельство должно иметь особое значение, так как нефотосинтезирующие органы могут составлять у них до 80% от общей биомассы (Базилевич, Родин, 1965). 2) Растворимые сахара стабилизируют белковые структуры при низких температурах, т. е. являются защитными веществами. Многие исследователи отмечают повышенное содержание сахаров у растений, прошедших закалку холодом (Генкель, Кушниренко, 1959; Соломоновский, 1973). Показана тесная связь между температурой воздуха и составом углеводов — накоплением крахмала или растворимых сахаров (Russel, 1948).

Насыщения сахарозного пула радиоактивным углеродом за 20 мин. ассимиляции у изученных растений не наступает, но признаки насыщения у *Myosotis asiatica* появляются через 10—12 мин. (рис. 1). Объем стационарного фонда сахарозы у этого растения может быть ориентировочно оценен в 130—150 мкмолей CO_2 на 1 г сухого веса листьев. Емкость крахмального пула у наших объектов нельзя оценить даже приблизительно, так как скорость включения C^{14} в крахмал при 20-минутной экспозиции остается постоянной.

У трех видов — *Myosotis asiatica*, *Draba alpina* и *Saxifraga cernua* — обнаружено поступление метки при фотосинтезе в глюкозу и фруктозу. Доля этих сахаров среди прочих продуктов фотосинтеза невелика (табл. 2), но сам факт появления радиоактивности в гексозах примечателен. Так же как и сахароза, глюкоза и фруктоза являются у растений эффективными защитными и транспортными веществами. Нам удалось обнаружить меченые гексозы в сосудистых пучках и подземных органах *Saxifraga cernua* и *Draba alpina* спустя 24 часа после экспонирования растений с $C^{14}O_2$.

Суммарная скорость прохождения углерода через промежуточные продукты цикла Кальвина (фосфоглицериновая кислота и фосфорилированные сахара) теоретически должна быть равна скорости синтеза конечного продукта при условии неразветвленного метаболизма (Кээрберг, 1972). У растений Арктики как единый конечный продукт может рассматриваться сумма сахарозы и крахмала. В наших опытах суммарная скорость образования фосфоглицериновой кислоты (ФГК) и фосфорных эфиров сахаров (ФЭС) была в 1.3—2 раза меньше скорости образования конечного продукта фотосинтеза (сахароза+крахмал). Такое несоответствие можно объяснить только тем, что ФГК неполностью извлекается при водно-спиртовой экстракции и попадает в полимерную фракцию. Если это положение подтвердится, то будет получено еще одно доказательство связи ФГК в нативном хлоропласте с высокомолекулярным носителем.

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели фотосинтетического метаболизма углерода у некоторых растений Арктики

Метаболиты	Скорость заполнения фонда, мкмолей CO_2 на 1 г сухого веса в минуту	Распределение C^{14} после 20 мин. ассимиляции		Время полунасыщения фонда, минуты
		мкмоли CO_2 на 1 г сухого веса листьев	в процентах от общего количества ассимилированного CO_2	
Caltha arctica				
Скорость фотосинтеза: 12.4 мкмолей CO_2/мин. на 1 г сух. веса; 32.9 мг CO_2/час на 1 г сух. веса				
Фосфоглицерат	3.6	7.05	2.8	1.0
Фосфорные эфиры сахаров	2.6	18.60	7.5	4.0
Сахароза	10.2	141.00	56.5	—
Крахмал	4.0	59.30	24.1	—
Белок	0.9	12.54	5.0	—
Аланин	0.4	0.79	0.3	1.4
Серин	0.8	2.18	0.9	1.5
Глицерат	0.3	1.00	0.4	1.7
Saxifraga cernua				
Скорость фотосинтеза: 6.9 мкмолей CO_2/мин. на 1 г сух. веса; 18.1 мг CO_2/час на 1 г сух. веса				
Фосфоглицерат	2.3	2.77	2.0	0.5
Фосфорные эфиры сахаров	1.8	8.41	6.2	1.8
Сахароза	4.8	86.50	63.1	—
Крахмал	0.7	14.70	10.7	—
Глюкоза	0.4	5.49	4.0	—
Белок	0.7	7.06	5.2	—
Глутамин	0.4	3.81	2.8	—
Draba alpina				
Скорость фотосинтеза: 15 мкмолей CO_2/мин. на 1 г сух. веса; 39.6 мг CO_2/час на 1 г сух. веса				
Фосфоглицерат	4.2	6.70	2.0	0.7
Фосфорные эфиры сахаров	3.5	15.10	5.0	2.8
Сахароза	11.6	159.00	53.0	—
Крахмал	4.4	57.80	21.0	—
Глюкоза	0.5	6.23	2.1	—
Фруктоза	0.8	7.71	2.6	—
Белок	1.0	20.00	6.7	—
Аланин	0.7	6.50	2.2	4.5
Серин	0.5	1.96	0.7	2.0
Глицин	0.2	1.22	0.4	2.8
Глицерат	0.3	1.25	0.4	2.8
Глутамин	0.4	5.96	2.0	—
Myosotis asiatica				
Скорость фотосинтеза: 12.4 мкмолей CO_2/мин. на 1 г сух. веса; 32.9 мг CO_2/час на 1 г сух. веса				
Фосфоглицерат	5.0	4.33	1.7	0.5
Фосфорные эфиры сахаров	2.8	5.93	2.4	1.1
Сахароза	9.0	134.20	54.0	10.7
Крахмал	2.7	53.20	21.7	—
Глюкоза	0.2	3.12	1.2	—
Фруктоза	0.2	2.65	1.0	—
Белок	0.9	18.20	7.3	—
Аланин	0.4	2.67	1.0	3.9
Глутамин	0.6	9.36	3.8	—

Примечание. Обнаружены также следы включения метки в аспартат и глутамин у *Caltha arctica*; во фруктозу и серин у *Saxifraga cernua*; в аспартат у *Draba alpina*; в серин, аспартат, малат и глицерат у *Myosotis asiatica*. В незначительных количествах (менее 1%) метка у всех видов поступает в клетчатку.

Возможно, что этими же потерями объясняется наблюдаемая нами значительная разница в объемах стационарных фондов ФГК и фосфорилированных сахаров у большинства объектов.

Одним из основных альтернативных путей фотосинтеза является ответвление от цикла Кальвина, связанное с превращением фосфоглицерат → фосфоэнолпируват → аланин. Арктические растения слабо используют этот канал метаболизма. Объемы пулов аланина у арктофилов малы, а их заполнение идет медленно (табл. 2). У *Saxifraga cernua* вообще не обнаружено включения метки в аланин. Для сравнения напомним, что у картофеля и некоторых других

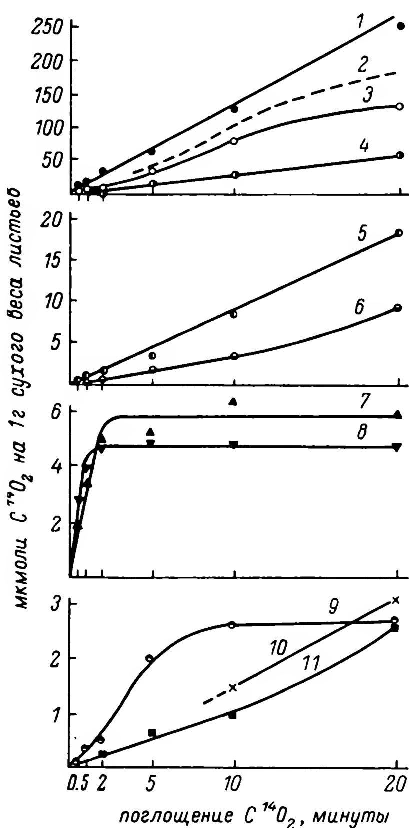


Рис. 1. Кинетика включения C^{14} в продукты фотосинтетического метаболизма при 20-минутном фотосинтезе в листьях *Myosotis asiatica*.

1 — общая фиксация CO_2, *2* — сахароза + + крахмал, *3* — сахароза, *4* — крахмал, *5* — белок, *6* — глутамин, *7* — фосфорные эфиры сахаров, *8* — фосфоглицерат, *9* — аланин, *10* — глюкоза, *11* — фруктоза.

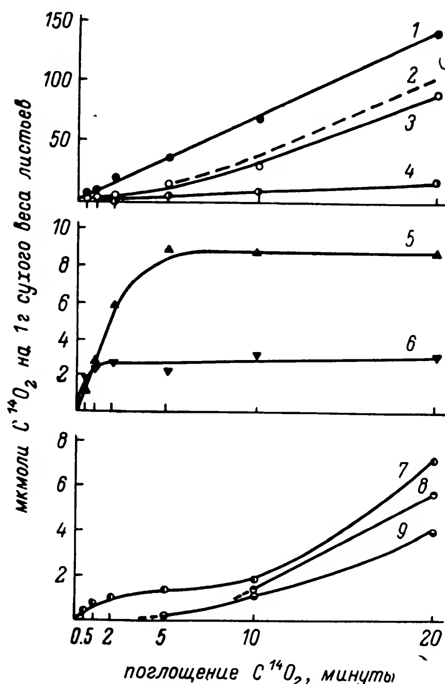


Рис. 2. Кинетика включения C^{14} в продукты фотосинтетического метаболизма при 20-минутном фотосинтезе в листьях *Saxifraga cernua*.

1 — общая фиксация CO_2, *2* — сахароза + + крахмал, *3* — сахароза, *4* — крахмал, *5* — фосфорные эфиры сахаров, *6* — фосфоглицерат, *7* — белок, *8* — глюкоза, *9* — глутамин.

растений умеренных широт в аланин может переходить до 20% всего ассимилированного при фотосинтезе углерода, а при экстремальных условиях значительно больше (Мокроносов, Некрасова, 1970).

Незначительно у арктофилов образование при фотосинтезе и других аминокислот: серина, глицина, аспарагиновой кислоты и глутамина. Появление среди продуктов ассимиляции CO_2 серина и глицина обычно связывают с функционированием гликолатного пути. Однако у крупки альпийской последовательность образования серина и глицина, определенная по времени полунасыщения их фондов C^{14}, не соответствует порядку образования этих метаболитов в гликолатном пути (табл. 2). Вероятно, большая часть серина возникает у крупки иным путем, например в цепи реакций: фосфоглицерат → фосфооксипируват → фосфосерин → → серин. При этом возможность функционирования гликолатного пути полностью не исключается.

Малая доля среди продуктов фотосинтеза четырехуглеродных кислот (яблочная и аспарагиновая) и их производного (глутамин) объясняется очень слабой активностью ФЭП-карбоксилазных систем у арктических растений. Анализ соотношения путей карбоксилирования в условиях Арктики будет представлен нами в специальной публикации.

Совокупность количественных характеристик фотосинтетического метаболизма углерода, полученных при изучении динамики метки при стационарном поглощении $C^{14}O_2$, должна рассматриваться как материал для изучения тонких механизмов адаптации растений на уровне ферментных систем к условиям существования в высоких широтах. По нашему мнению, основным, что отличает арктические виды от большинства растений умеренных широт, является их способность в течение длительного времени осуществлять фотосинтез в условиях пониженных температур. Показано, что при температуре 5° фотосинтез у арктофилов идет со скоростями, составляющими 16—43% от максимальных, а при 15° — 72—100% (Герасименко, 1973). Ассимиляционный аппарат этих растений может быть своеобразным эталоном холодоустойчивости. Перспективным является изучение зависимости биохимических процессов от температуры, а также сравнение термолабильности фотосинтетического метаболизма у арктических и теплолюбивых растений умеренных и южных широт.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И., Л. Е. Родин. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Генкель П. А., С. В. Кушниренко. (1959). Холодоустойчивость культурных растений и пути ее повышения. — Герасименко Т. В. (1973). Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. Бот. ж., 58, 4. — Герасименко Т. В., О. В. Заленский. (1973). Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 11. — Кээрберг О. Ф. (1972). Интенсивность света как фактор регуляции фотосинтетического метаболизма. Автореф. дисс. — Мокроносов А. Т., А. В. Добров. (1973). Камера для изучения фотосинтетического метаболизма и определения потенциального фотосинтеза на изолированных листьях. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 3. — Мокроносов А. Т., Г. Ф. Некрасова. (1970). Превращение экзогенного аланина-1C^{14} в листьях картофеля. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 2. — Нифонтова М. Г. (1970). К вопросу о потенциальном фотосинтезе некоторых растений лесотудры. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 2. — Соломоновский Л. Я. (1973). Некоторые особенности углеводного обмена растений кукурузы, выращенных из закаленных низкими температурами проростков. В кн.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений, 2. — Швецова В. М., В. Л. Вознесенский. (1970). Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. Бот. ж., 55, 1. — Norris L., R. Norris, M. Calvin. (1955). A survey of the rates and products of short-term photosynthesis in plants of nine phyla. J. Exper. Bot., 6, 16. — Russel S. (1940). Physiological and ecological studies on an arctis vegetation. J. Ecol., 28, 2. — Russel S. (1948). The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrat content of *Oxyria digina*. J. Ecol., 36, 1. — Tieszen L. L. (1970). Primary production and photosynthesis at Barrow intensive site. Alasca. Depart. Biol. Augustiana College. — Tieszen L. L. (1972). The seasonal course of above-ground production and chlorophill distribution in wet arctic tundra at Barrow. Alasca. Arctic a. alpine Res., 4, 4. — Ungerson J., G. Scherdin. (1962). Untersuchungen über den Tagesferlauf der Photosynthese und der Atmung unter natürlichen Bedingungen in Subarctis (Finisch-Lapland). Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 32, 7. — Ungerson J., G. Scherdin. (1964). Untersuchungen über den Tagesferlauf der Photosynthese und der Atmung bei *Betula nana* L. in Fennoskandien. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 35, 3. — Warren-Wilson J. (1957). Observation on the temperatures of arctic plants and their environments. J. Ecol., 45, 2. — Warren-Wilson J. (1960). Observation on net assimilation rates in arctic environments. Ann. Bot., 24, 95. — Warren-Wilson J. (1966). An analysis of plant growth and its control in arctic environments. Ann. Bot., 30, 119.

Коми филиал
Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

Получено 15 VII 1974.

УДК 581.12 : 631.175 : 633.321(470.13)

Т. К. Головко

ИЗУЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ В СВЯЗИ С ПРОДУКТИВНОСТЬЮ КЛЕВЕРА (*TRIFOLIM PRATENSE*) В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ КОМИ АССР

T. K. GOLOVKO. THE ROLE OF RESPIRATION IN PRODUCTIVITY OF *TRIFOLIUM PRATENSE* GROWN IN CENTRAL REGIONS OF KOMI A. S. S. R.

Исследовалось дыхание всех надземных органов клевера красного в суточной и сезонной динамике. Сведен баланс сухого вещества клевера — приход (фотосинтез) и расход (дыхание). Показано, что на дыхание в фазу стеблевания тратится около 30% всего накопленного углерода на одно модельное растение, в фазу цветения это количество почти удваивается.

Продуктивность является результатом всей жизнедеятельности растений и находится в сложной зависимости от их газообмена. О. В. Заленский (1956, 1973) подчеркивает, что определения фотосинтеза и дыхания не только позволяют свести баланс сухого вещества у растения, но и выявить, как различные изменения условий среды влияют на продуктивность. Следовательно, фотосинтез и дыхание являются и факторами продуктивности и показателями, которые характеризуют ее зависимость от разных воздействий.

Роли фотосинтеза как фактора продуктивности посвящено большое количество исследований (Иванов, 1941; Ничипорович, 1956, 1963, 1972; Насыров, 1956; Оканенко, 1972, и др.), в то же время роль дыхания изучена крайне недостаточно. В большинстве работ ее сводят к трате вещества или ассимилятов, используемых в процессе дыхания (Huber, Polster, 1955; Горышина, 1969; Алексеева, 1969; Строганова, 1972). Продуктивность растений зависит от баланса углерода. Поэтому для понимания физиологических основ продуктивности растений необходим анализ не только накопления, но и использования ими углерода в течение их жизненного цикла.

Баланс углерода складывается в определенных условиях местообитания, где растения испытывают влияние целого ряда факторов среды. Изучая дыхание, можно выявить ведущий (в данных условиях) фактор, который оказывает решающее влияние на продуктивность растений. Кроме того, определения дыхания позволяют судить об общем состоянии растений и темпе их роста, поскольку именно процесс дыхания обеспечивает энергетические затраты, а промежуточные продукты, возникающие при этом процессе, служат исходным материалом для различных биосинтезов.

Целью нашей работы было изучение роли дыхания в продуктивности растений клевера *Trifolium pratense*. Настоящая работа является частью исследований по физиологии красного клевера, проводимых лабораторией физиологии растений в Институте биологии Коми филиала АН СССР.

Выбранный нами объект представляет значительный интерес для подобного рода исследований по следующим причинам: а) клевер красный — это многолетнее растение с интенсивным обменом веществ, которое в условиях Коми АССР проходит все фазы развития; б) вегетация его начинается ранней весной, сразу после таяния снега; в) вегетационный период клевера проходит на фоне сильно изменяющихся температур (от заморозков ранней весной и осенью до высоких летних температур). В северных районах европейской части Коми АССР наиболее перспективным является сорт Печорский улучшенный, который обладает высокой морозоустойчивостью и хорошо перезимовывает.

Растения выращивались в рядовых посевах на опытном участке в окрестностях Сыктывкара. Исследования проводились с клевером второго года жизни.

Методика

Прежде всего нам нужно было получить суточные и сезонные кривые дыхания надземных органов клевера. Такой материал дает возможность оценить траты на дыхание у отдельных органов в различные периоды жизненного цикла и вместе с определениями фотосинтеза составить представление о том, как у растений складывается баланс углерода. Кроме того, такие данные позволяют определить среднюю интенсивность дыхания клевера и выявить ведущий фактор среды, который в данных условиях ограничивает продуктивность растений. Нам необходимо было также получить сведения о динамике роста растений и накопления сухого вещества отдельными органами.

Для определения дыхания нами использовался манометрический метод как один из наиболее производительных, дающих возможность наблюдать за динамикой газообмена на большом числе параллельных проб и моделировать температурные условия (Умбрейт и др., 1951; Семихатова, Чулановская, 1965). Однако, используя манометрический метод, приходится работать со срезанными частями растения. Влияние отрезания листа на интенсивность его дыхания изучалось многими исследователями. В целом ряде работ показано, что свежесрезанные листья дышат так же, как они дышали на растении (Иванов, Коссович, 1930; Bauer, 1935; Hellebust, Bidwell, 1964, и др.). Джеймс (1956) показал, что срезание листа не влияет и на характер изменений дыхания, но может увеличивать темп этих изменений. Изучая динамику дыхания в течение длительного промежутка, можно установить, имеет ли место снижение его интенсивности во времени (Семихатова, 1959). Применявшиеся в наших исследованиях 1.5—2-часовые экспозиции с регистрацией показаний манометров через каждые 15 мин. не обнаружили снижения дыхания листьев и других органов в течение этого времени. Интенсивность дыхания выражали в мкл O_2/г сырого веса в час.

Средние пробы брали с большого числа растений (20—30) 5—6 раз в сутки, через каждые четыре часа (за 30—40 мин. до начала опыта). Листья разделяли по ярусам, в опыте использовали полоски шириной 1 см из средней части листовых пластинок. Пробы стеблей и черешков листьев также составляли из средних частей этих органов, вырезая кусочки по 2—3 см длиной. Бутоны использовали целиком, а головки (соцветия) осторожно разрезали острой бритвой на 2—3 части по осевой линии. Обычно все определения проводились с 2—4 параллельными пробами.

Большой объем полученного цифрового материала нуждался в современных методах обработки. Поэтому все расчетные операции по вычислению интенсивности дыхания проводились на ЭВМ «Мир-1» по соответствующим программам.

Результаты и обсуждение

Углеродный баланс растений Trifolium pratense. Анализ расхода органического вещества в процессе дыхания имеет важное значение для оценки фотосинтетической продуктивности растений. Однако в наших исследованиях сведение углеродного баланса клевера не являлось самоцелью, а лишь способом выяснить и показать, как он складывается у растений в различные периоды их жизненного цикла и какую роль играет дыхание в этом балансе.

Количество кислорода, поглощенное в процессе дыхания модельным растением и его органами, определялось путем планиметрирования площадей, очерченных кривыми суточных изменений дыхания (у листьев учитывали только данные за ночные часы). Считая, что дыхательный коэффициент равен 1, полученные величины мы пересчитывали на эквивалентные количества углерода (в мг) по таблице Г. Г. Винберга (1960).

В фазу стеблевания (табл. 1) общие траты углерода на одно среднее растение в сутки составляли примерно 33 мг (или 83 мг сухого вещества). Около 80% этого количества использовалось на дыхание стеблей и черешков, несмотря на их низкую, по сравнению с другими органами, интенсивность дыхания (в среднем 200 мкл O_2/г сырого веса в час). Большая расчетная величина, полученная для черешков и стеблей, объясняется их значительной долей в общем весе целого растения.

ТАБЛИЦА 1

Траты углерода на дыхание надземных органов *Trifolium pratense* сорта Печорский в фазу стеблевания

Органы	Вес органов одного растения, г сырого веса	Поглощение кислорода, мкл O_2/г сырого веса в сутки	Расход				
			CO_2		C	сухое вещество	
			мг/г в сутки	мг/1 растение в сутки	мг/1 растение в сутки	мг/1 растение в сутки	%
Стебель + черешки листьев	11.9	4220	8.3	99.2	26.8	67	80
Листья (по ярусам)							
I+II	0.5	1300	2.6	1.3	0.4	1	1
III	1.4	1840	3.6	4.9	1.3	3	4
IV	1.5	2260	4.4	6.6	1.8	4	5
V	1.3	2520	5.0	6.6	1.8	4	5
VI	0.8	3020	5.9	4.6	1.2	3	5
Итого	17.4	15160	29.8	123.2	33.3	83	100

Остальное количество углерода примерно одинаково распределяется между листьями всех ярусов, за исключением первого и второго, на дыхание которых затрачивается всего 1.0%. Такое небольшое количество углерода, расходуемое самыми нижними ярусами листьев по сравнению с верхними, связано как с более низкой интенсивностью их дыхания, так и с их долей в общем весе среднего растения клевера (3%).

В фазу цветения (табл. 2) траты углерода на дыхание возрастают вдвое по сравнению с фазой стеблевания и достигают 65 мг С (или 163 мг сухого вещества) в расчете на одно среднее растение. По-прежнему значительную величину от общего количества составляют в этот период траты на дыхание стеблей и черешков листьев (49%). Почти столько же углерода расходуют вследствие высокой интенсивности дыхания генеративные органы клевера.

Чтобы показать, какая часть всего ассимилированного углерода используется в процессе дыхания клевера, проведем несложный расчет. По данным, полученным В. М. Швецовой,[1] средняя интенсивность видимого фотосинтеза листьев красного клевера составляет примерно 20—25 мг O_2/г сухого веса в час, а максимальная достигает 40 мг CO_2. За сутки одно растение в фазу стеблевания может ассимилировать в среднем 480 мг CO_2, или 130 мг С (средняя величина интенсивности фотосинтеза в расчете на 1 г сухого веса, помноженная на сухой вес листьев и длительность работы ассимиляционного аппарата). В результате естественного отмирания листьев нижнего яруса суммарный вес листьев в фазу цветения несколько снижается. Поэтому при такой же средней интенсивности фотосинтеза в этой фазе растение ассимилирует всего около 100 мг С (табл. 3).

Результаты приведенных балансовых расчетов сравнимы с данными по накоплению сухой массы растениями клевера Печорского. Контрольные определения, проведенные в фазу стеблевания и в период массового цветения, показывают, что за данный промежуток времени, с 17 VI до

[1] Пользуюсь случаем выразить благодарность В. М. Швецовой за разрешение привести здесь ее данные.

ТАБЛИЦА 2

Траты углерода на дыхание надземных органов *Trifolium pratense* сорта Печорский в фазу цветения

Органы	Вес органов одного растения, г сырого веса	Поглощение кислорода, мкл O_2 г/сырого веса в сутки	Расход					
			CO_2		C	сухое вещество	
			мг/г сутки	мг/1 растение в сутки	мг/1 растение в сутки	мг/1 растение в сутки	%
Стебель	11.3	4500	8.2	105.5	28.5	71	44
Черешки листьев	1.2	4880	9.6	11.3	3.1	8	5
Бутоны	0.5	20840	40.8	20.8	5.6	14	8
Цветки	2.6	15800	31.0	81.1	21.9	55	33
Листья (по ярусам)							
V+VI	1.8	2080	4.1	7.3	1.9	5	3
VII	0.9	3660	7.2	6.5	1.8	4.5	3
VIII+IX	1.9	2320	4.5	8.6	2.3	6	4
Итого	20.2	54080	106	241.1	65.1	163	100

12 VII 1974, сухой вес надземной массы одного модельного растения увеличился на 2.5 г, т. е. в среднем за сутки накапливалось до 100 мг сухого вещества (или 40 мг С). Среднесуточная величина накопления углерода за этот период, рассчитанная по газообмену растений, составила около 65 мг, т. е. в 1.5 раза больше, чем полученная при прямых измерениях биологической продуктивности. Эти различия вполне объяснимы тем, что в наших расчетах не учитывались дыхание и прирост сухой массы корней.

ТАБЛИЦА 3

Накопление и расход углерода за сутки (мг) одним растением клевера, рассчитанные по газообмену

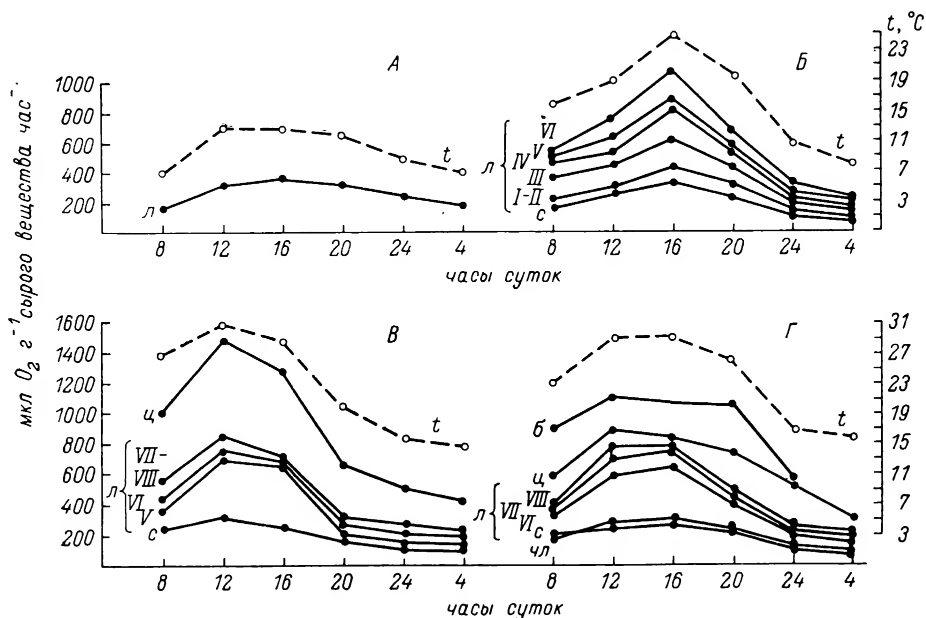
Фаза	Ассимилировано	Затрачено на дыхание	Накопление
Стеблевание	130	33	97
Цветение	100	65	35

Обычно в литературе приводятся сведения о том, что траты на дыхание не превышают 20, реже 25% того количества ассимилятов, которое накапливается при фотосинтезе (Tranquillini, 1959; Строганова, 1972). Однако эти данные относятся к молодым растениям, для которых характерно высокое отношение ассимилирующей поверхности ко всей массе растения. У более взрослых, вступивших в фазу генеративного развития растений значительную долю в общем весе составляют неассимилирующие органы (стебли, черешки, бутоны, цветки), что требует больших затрат углерода на поддержание их жизнедеятельности. Кроме того, к фазе цветения у многих растений не только завершается формирование листовой поверхности (злаки, бобовые), но начинается даже ее снижение. Это, естественно, приводит к уменьшению продуктивности фотосинтеза (Болотова, 1965; Шатилов и др., 1969; Вавилов, Кабыш, 1970).

Таким образом, наши опыты с клевером Печорским показали, что трата на дыхание в общем балансе углерода, как и следовало ожидать, довольно велика. В период стеблевания (фаза 5—6 листьев) она составляет около $^1/_4$ всего ассимилированного углерода; при переходе растений в генеративную фазу возрастает вдвое, что в основном связано с увеличением доли неассимилирующих органов, высокой интенсивностью дыхания бутонов и цветков.

Ведущий фактор среды. При исследовании продуктивности растений необходимо не только учитывать траты на дыхание, но также изучать, от каких внешних и внутренних факторов они зависят. В связи с этим полученный нами материал был проанализирован с целью выявления ведущего фактора среды.

Суточные определения дыхания в течение вегетационного периода показали, что динамика его у всех исследованных надземных органов соответствует ходу температуры воздуха; ее максимум обычно приходится на полуденные и послеполуденные часы (см. рисунок). Вследствие тесной зависимости дыхания от температуры днем оно обычно значительно энергичней. При небольшом перепаде температур между дневными и



Суточный ход дыхания надземных органов *Trifolium pratense* сорта Печорский в различных фазах развития растений.

По оси ординат: *слева* — интенсивность дыхания, *справа* — температура; *А* — отрастание—начало стеблевания, *Б* — стеблевание, *В* — бутонизация, *Г* — массовое цветение; *л* — листья, *чл* — черешки листьев, *с* — стебли, *б* — бутоны, *ц* — цветки; *I*, *II*, *III*. . . — ярусы листьев.

ночными часами (6°) суточная динамика дыхания в фазу отрастания—начала стеблевания не имеет резко выраженного максимума. При более сильных перепадах (например, в фазу стеблевания) динамика дыхания представляет собой одновершинную кривую с ясно выраженным максимумом. Во время прохождения растениями генеративной фазы развития на фоне устойчиво высоких дневных температур длительность периода высокой интенсивности дыхания увеличивается. Уже в утренние часы дыхание всех органов достигает значительных величин и снижается только вечером.

Изменение интенсивности дыхания подчиняется закону Вант-Гоффа, по которому при увеличении температуры на 10° С (Q_{10}) скорость химических процессов увеличивается в 1.5—3 раза. Для примера ниже приводятся значения Q_{10}, вычисленные по суточным кривым дыхания надземных органов клевера в фазу стеблевания (табл. 4).

Заметна обычная тенденция к снижению Q_{10} с увеличением температуры.

Таким образом, соответствие величины Q_{10} правилу Вант-Гоффа и тесная связь суточного хода дыхания с изменениями температуры воздуха однозначно свидетельствуют о том, что ведущим фактором среды в данных условиях местообитания является температура.

Оказывая влияние на всю жизнедеятельность растений, температурный фактор тем самым определяет величину трат углерода на дыхание клевера. Поэтому естественно предположить, что в вегетационный период с высокими температурами количество углерода, используемое на дыхание, будет значительно выше, чем при умеренных температурах.

Савада (Sawada, 1970) установил, что у пшеницы траты на поддержание жизнедеятельности при вегетации в жаркое лето достигают половины общего количества углерода (брутто-ассимиляция). В ряде работ (Mooney, 1969; Захарьянц и др., 1971) показано, что неблагоприятный баланс сухого вещества, складывающийся при усилении дыхания, ослаблении фотосинтеза и снижении его продуктивности при высокой температуре, может быть причиной окончания вегетации у ряда видов растений сухих и жарких местообитаний.

Итак, проведенные нами исследования показали, что количество углерода, используемое в процессе дыхания клевера, довольно велико. Например, в период стеблевания оно составляет 33 мг в сутки в расчете на одно модельное растение, возрастая вдвое при переходе растения в генеративную фазу. Проведенный нами анализ факторов выявил ведущий по отношению к дыханию фактор: в данных условиях им является температура. Тесная связь процесса дыхания со всем обменом веществ растения позволяет считать, что в данных условиях температура является ведущим фактором и для жизнедеятельности клевера.

ТАБЛИЦА 4

Величины температурного коэффициента (Q_{10}) дыхания надземных органов *Trifolium pratense*

Органы	$Q_{8-18°}$	$Q_{12-22°}$	$Q_{15-25°}$
Стебель	3.1	2.4	2.1
Листья (по ярусам)			
I+II	3.3	2.4	1.9
III	3.3	2.4	2.0
IV	2.9	2.4	2.2
V	2.7	2.5	2.2
VI	2.7	2.3	2.2

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. (1969). Дыхание как фактор продуктивности некоторых растений Юго-Западных Кызылкумов. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л. — Болотова Е. С. (1964). Некоторые особенности формирования фотосинтетического аппарата и его влияние на урожай кукурузы. В кн.: Почвы Коми АССР и особенности роста растений на Севере. Тр. Коми ФАН СССР, 14. — Вавилов П. П., В. А. Кабыш. (1970). Продуктивность работы листьев разных по скороспелости сортов ячменя в зависимости от густоты посева. Изв. ТСХА, 5. — Винберг Г. Г. (1960). Первичная продукция водоемов. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Джеймс В. (1956). Дыхание растений. ИЛ. — Заленский О. В. (1956). Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Заленский О. В. (1973). Особенности газообмена растений пустынь. Тезисы докладов V делегатск. съезда Всес. бот. общ., Киев. — Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, М. П. Ошанина. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. — Иванов Л. А. (1941). Фотосинтез и урожай. Сборник работ по физиологии растений, посвященный памяти К. А. Тимирязева. — Иванов Л. А., Н. Л. Коссович. (1930). О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна. Ж. Русск. бот. общ., 15, 3. — Насыров Ю. С. (1956). Фотосинтез и урожай хлопчатника. — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. XV Тимирязевское чтение. — Ничипорович А. А. (1963). О путях повышения производительности фотосинтеза растений в посевах. В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. — Ничипорович А. А. (1972). Теоретические и практические аспекты проблемы фотосинтеза. Вестн. АН СССР, 12. — Оканенко А. С. (1972). Интенсивность и продуктивность фотосинтеза. Вестн. АН СССР, 12. — Семихатова О. А. (1959). Обзор методов и основные принципы экологического изучения дыхания наземных растений. Полевая геоботаника, 1. — Семихатова О. А., М. В. Чулановская. (1965). Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза у растений. — Строганова Л. Е. (1972). Влияние температуры на величину расхода органических веществ на дыхание растения. Физиол. раст., 19, 3. — Умбрейт В. В., Р. Х. Буррис, Дж. Штауффер.

(1951). Манометрические методы изучения тканевого обмена. ИЛ. — Шатилов М. С., Г. В. Чановская, А. Г. Замараев. (1969). Формирование и продуктивность работы фотосинтетического аппарата сельскохозяйственных растений в севообороте. Изв. ТСХА, 6. — Bauer H. (1935). Geben abgeschnittene Blätter physiologisch richtige Assimilations Werte. Planta, 24, 3. — Hellebust J. A., R. G. S. Bidwell. (1964). Protein metabolism respiration in attached and detached primary wheat leaves. Canad. J. Bot., 42, 4. — Huber B., H. Polster. (1955). Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Pappelklonen. Biol. Zblt., 74, 7—8. — Mooney H. A. (1969). Dark respiration of related evergreen and deciduous mediterranean plants during induced drougth. Bull. Torrey Bot. Club, 96, 5. — Mooney H. A. (1972). The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. systematics, 3. — Sawada S. (1970). An ecophysiological analysis on the difference between of the growth rates of young wheat seedlings grown in various seasons. J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, 3, 10. — Tranquillini W. (1959). Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra*) an der Waldgrenze während eines Jahres, Zuwachs und CO_2-Bilanz. Planta, 54, 2.

Коми филиал
Академии наук СССР,
Институт биологии,
г. Сыктывкар.

Получено 16 V 1975.

УДК (260) 582.26 : 577.16 (268.45)

Л. Н. Пропп

ВЛИЯНИЕ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ-МАКРОФИТОВ НА СУТОЧНЫЙ БАЛАНС ВИТАМИНА B_{12} В ГУБЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

L. N. PROPP. THE EFFECT OF SEAWEEDS-MACROPHYTES ON DIURNAL BALANCE OF VITAMIN B_{12} IN A BAY OF BARENTZ SEA

В условиях, близких к природным, в морской воде изучался баланс витамина B_{12}, определяющийся деятельностью некоторых массовых видов водорослей. Показана зависимость баланса от зоны обитания: сублиторальные водоросли выделяют витамин B_{12}, а литоральные — поглощают его.

Участие макрофитов прибрежной зоны моря в динамике витамина B_{12}— иначе цианкобаламина — неоднократно обсуждалось в отечественной и зарубежной литературе. Изучались сезонные вариации содержания этого витамина (Hashimoto, 1954; Супрунов, Бенжицкий, 1970), а также вопросы, связанные с выяснением его биогенеза (Ericson, Zewis, 1953; Куцева, Букин, 1967). В настоящее время отрицают способность водорослей-макрофитов к синтезу этого витамина и объясняют его накопление в водорослях деятельностью бактерий-эпифитов (Ericson, Zewis, 1953). В прямых опытах Ю. И. Сорокина (1972) по биогенному потреблению меченого кобальта из морской воды фитопланктоном показано, что оно не связано с фотосинтезом, следовательно, Co^{57}, необходимый для построения молекулы витамина, потребляется, по-видимому, микрофлорой, населяющей поверхность водорослей. Можно было также ожидать выделения водорослями этого витамина за счет жизнедеятельности эпифитных бактерий. О выделении макрофитами разнообразных органических соединений свидетельствуют и наблюдения К. М. Хайлова (1964).

Целью настоящей работы было определение составляющих суточного баланса витамина B_{12} в морской воде, выделенного или поглощенного некоторыми видами литоральных и сублиторальных водорослей в условиях, максимально приближенных к природным.

Для Дальнезеленецкой губы, находящейся на 69° с. ш., характерны большие различия в интенсивности инсоляции в период полярного лета и зимы (от нуля в декабре до максимума в июле), а также резко выраженные колебания уровня воды. Для литоральных водорослей к ним добавляются сезонные и суточные изменения температуры, солености при при-

ливах и отливах (чередование жизни в воздушной и водной среде), длительное осушение. В работе З. П. Тиховской (1948), выполненной на фукоидах Баренцева моря, подробно рассмотрено воздействие абиотических факторов литорали на жизнь водорослей; отмечено, что условия жизни на литорали оказывают большое воздействие на физиологические процессы водорослей.

Представляло интерес выяснить, как воздействуют эти условия на продукционную способность макрофитов в отношении витамина B_{12}.

Методика исследований

Опыты проводились в конце мая—июне 1968 г. Объектами исследования были три вида бурых водорослей: *Alaria esculenta* (L.) Grev., *Laminaria saccharina* (L.) и *Fucus vesiculosus* L., два вида красных водорослей: *Odonthalia dentata* (L.) Lyngb. и *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. Собранные растения немедленно помещались в литровые склянки с притертыми пробками, заполненные морской водой, стерилизованной фильтрацией через мембранный ультрафильтр № 5. Склянки с сублиторальными водорослями экспонировались в течение суток на глубине 4 м, а с литоральными — несколько выше нуля глубин в соответствии с их естественным распространением. Контрольные сосуды с фильтрованной водой экспонировали так же, как и склянки с водорослями. По окончании опыта растения высушивались при 105° до постоянного веса, вода анализировалась на содержание витамина B_{12} микробиологическим методом с использованием культуры *Esherichia coli* (Куцева, 1961). Полученные данные пересчитаны на сухой вес растений. Все опыты выполнены в двух повторностях.

Результаты исследований

Сравнение данных, полученных для контрольных и опытных сосудов, позволяет определить величину выделения или поглощения (баланса) витамина B_{12} за время опыта, обусловленных жизнедеятельностью макрофитов. Изменение содержания витамина в контрольных склянках за время опыта было невелико (увеличение концентрации на 0.04 нг/л, что было меньше ошибки измерения). Это показывает, что «эффект склянки» незначителен и им можно пренебречь. Как видно в таблице, для сублиторальных видов баланс витамина был положительным (накопление витамина в воде), а для литоральных — отрицательным. Эти данные показывают, что в литоральной зоне продуцирование витамина B_{12} бактериями отстает от его потребления водорослями. По имеющимся данным, во время отлива интенсивность обмена веществ и ассимиляции у литоральных водорослей повышается (Крашенинников, Соковнина, 1925; Stocker, Holdheide, 1937), что может усиливать поглощение витамина B_{12}.

Суточный баланс витамина B_{12} в морской воде, обусловленный жизнедеятельностью макрофитов

Зона	Вид	Концентрация витамина B_{12}, нг/л		Баланс витамина B_{12}, нг/г сухого веса водорослей
		контроль	опыт	
Сублитораль	*Alaria esculenta*	1.78	1.92	+0.05
	Laminaria saccharina	1.78	2.13	+0.30
	Odonthalia dentata	0.72	1.42	+0.42
Литораль	*Rhodymenia palmata*	1.07	0.61	—0.09
	Fucus vesiculosus	1.07	0.70	—0.04

Примечание. «+» — выделение витамина B_{12}, «—» — поглощение.

Выделение витамина B_{12} наиболее интенсивно у красной водоросли *Odonthalia dentata* (+0.42 нг/г). Характерно, что содержание витамина

в красных водорослях выше, чем в бурых (Супрунов, Бенжицкий, 1970). В литоральной зоне, однако, преобладает поглощение витамина. По-видимому, на баланс витамина влияет не только принадлежность водорослей к определенному виду, но и приспособление к условиям зоны обитания, в первую очередь к уровню освещения.

ЛИТЕРАТУРА

Крашенинников Н. Ф., Н. И. Соковнина. (1925). Усвоение CO_2 в полярной области у наземных растений и у бурых водорослей во время отлива. Ассоц. Н.-и. инст., физ-мат. факульт. гос. унив. Тр. Бот. инст. — Куцева Л. С. (1961). Микробиологические методы определения витамина B_{12}. В сб.: Витаминные ресурсы, 5. — Куцева Л. С., В. Н. Букин. (1957). Морские водоросли и сапропели как источники витамина B_{12}. ДАН СССР, 115, 4. — Сорокин Ю. И. (1972). О роли биологических факторов в седиментации Co и образовании конкреций. Океанология, 12, 1. — Супрунов А. Т., А. Г. Бенжицкий. (1970). Содержание некоторых биологически активных соединений в макрофитах прибрежной зоны моря. В сб.: Химические ресурсы морей и океанов. — Тиховская З. П. (1948). Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. станц., 1. — Хайлов К. М. (1964). Прижизненные выделения органических веществ морскими макрофитами. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., 5, 9. — Ericson L., L. Lewis. (1953). On the occurence of B_{12}-factors in marine algae. Arkiv. Kemik., 6, 40. — Hashimoto J. (1954). Vitamin B_{12} in marine and freshwater algae. J. Vitam., 1, 49. — Stocker O., W. Holdheide. (1937). Die Assimilation Helgolander Gezeitenalgen während der Ebbezeit. Zeitschr. Bot., 32, 1.

Мурманский
морской биологический институт
Кольского филиала АН СССР,
пос. Дальние Зеленцы Мурманской обл.

Получено 9 IV 1973.

УДК 581.9(571.651)

В. В. Петровский, Т. М. Королева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКЕ

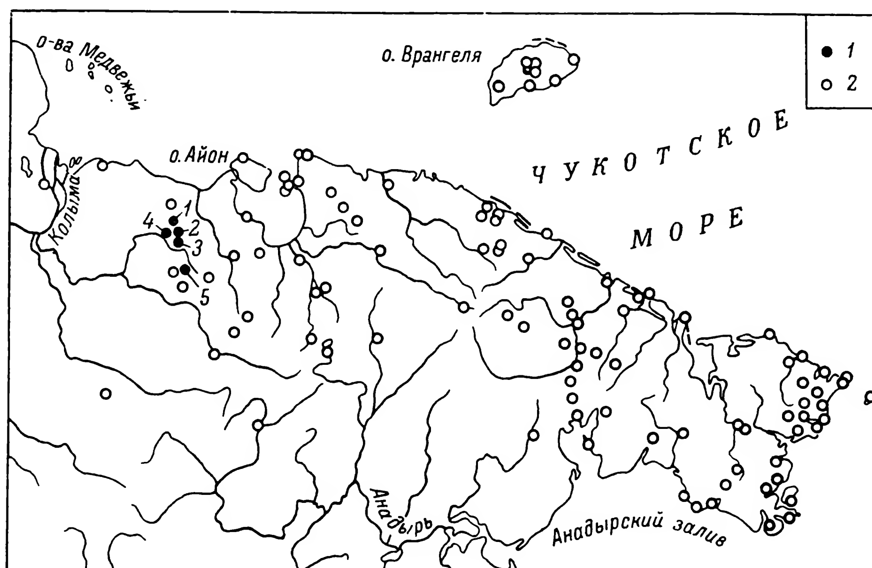
V. V. PETROVSKY, T. M. KOROLYOVA. INTERESTING FLORISTIC FINDS IN WESTERN CHUKOTKA

В статье излагаются некоторые результаты флористических работ на северо-западе Анюйского нагорья. Дается аннотированный перечень новых находок 65 таксонов и обсуждается их значение.

Летом 1974 г. авторы в составе одной из групп Западно-Чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР продолжали флористические и ботанико-географические исследования в северо-западной части Чукотского национального округа. Исследования проводились по единой программе и методике, принятым Чукотскими отрядами экспедиции, с использованием метода конкретных флор (см. Юрцев, 1973). Были обследованы флора и растительность нескольких пунктов в северной части Анюйского нагорья на территории, составляющей часть бассейна рек Погынден, Раучуа и Малый Анюй. Основной район работ охватил водораздельную часть нагорья, включающую верховья рек Вернитакайвеем, Алярмагтын и Погынден. Детально изучены конкретные флоры следующих пунктов: 1) **р. Вернитакайвеем** — истоки; территория этой конкретной флоры, кроме истоков р. Вернитакайвеем, включает водораздельную часть с горами Туманной и Черной (высоты более 1000 м), а также истоки р. Алярмагтын и ее двух правых притоков (11—16 VII 1974, 290 видов); 2) **руч. Ягодный** — крупный правый приток р. Алярмагтын — весь бассейн ручья от верховий до устья (3—10 VII, 27 VII—15 VIII 1974, 250 видов); 3) **р. Погынден** — верховья; территория конкретной флоры включает низовья р. Алярмагтын до устья включительно, междуречье рек Погынден и Алярмагтын с горой Дуга (выс. свыше

900 м) и прилегающую часть долины р. Погынден (22—26 VII 1974, 280 видов); 4) **р. Янрамкываам** — правый приток р. Погынден; кроме бассейна самой реки, территория конкретной флоры включает часть долины р. Погынден, примыкающую к устью р. Янрамкываам (16—23 VIII 1974, 280 видов); 5) кроме того, повторные флористические сборы были проведены в окрестностях **пос. Безымянный**, расположенного в верховьях р. Коральвеем, в 30 км к СЗ от пос. Билибино. Пять перечисленных конкретных флор образуют своеобразный меридиональный ряд от водораздельной части хребта к долине р. Малый Анюй.

Особенностью западных районов Чукотки является отчетливо выраженная континентальность климата с незначительным количеством зимних



Пункты флористических исследований на Чукотке.

1 — пункты работы авторов летом 1974 г.; *цифрами* обозначены порядковые номера, под которыми они перечислены в тексте статьи; *2* — пункты флористических исследований, проведенных сотрудниками Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР в 1964—1973 гг.

и летних осадков, сильными морозами зимой и сравнительно высокими температурами в летние месяцы.

Исследованный нами район, расположенный на южном макросклоне осевой части Северо-Анюйского хребта, основательно защищен от проникновения масс холодного воздуха с акватории Восточно-Сибирского моря в летнее время, что еще более усиливает континентальные черты местного климата. Преобладающие в зимнее время юго-западные ветры сметают снег с вершин и подветренных склонов, увеличивая количество снега на склонах северных экспозиций. Результатом этого являются резкие различия в степени увлажненности на северных и южных склонах в летнее время. На щебнистых участках южных склонов преобладают травяные и травяно-кустарничковые группировки: кобрезиевые, злаково-разнотравные, дриадовые и другие сообщества без сколько-нибудь заметного участия мхов и лишайников; на северных склонах преобладают травяно-моховые и кустарничково-мохово-лишайниковые сообщества с господством мезофильных трав и эрикоидных кустарничков и значительным участием мхов и лишайников. На южных склонах значительные площади занимают участки с разреженной растительностью, где обычны *Androsace ochotensis*, *Minuartia obtusiloba*, *Silene stenophylla* и др.[1]

[1] Латинские названия таксонов приведены по «Флоре СССР» и «Арктической флоре СССР».

На суглинистых субстратах верхние части южных склонов нередко заняты арктополевицевыми (с господством *Arctagrostis arundinacea*) или луговиковыми (с *Deschampsia borealis*) тундрами, а на северных склонах характерно чередование кустарничково-мохово-лишайниковых, кочкарных осоковых (с *Carex lugens*) и пушицевых (с *Eriophorum vaginatum*) тундр. В нижних частях склонов и по днищам широких речных долин господствуют кочкарные пушицевые тундры, временами чередующиеся с участками ерниковых и сырых осоково-пушицевых тундр (с *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*). Заросли кустарниковых ив (*Salix krylovii*, *S. saxatilis*, *S. hastata*, *S. pulchra*) в северной части района отмечаются только узкой полосой вдоль водотоков, а в южной части — в пойме р. Погынден — такие виды, как *Salix boganidensis*, *S. alaxensis* и *S. schwerinii*, образуют характерные пойменные сообщества, чередующиеся с участками пойменного разнотравья. Абсолютное большинство растительных сообществ, отмечаемых в районе, — группировки, характерные для подзоны типичных тундр и на остальной территории Чукотки. Некоторым своеобразием отличается растительность на выходах палеозойских пород (известняки, известковые песчаники) в бассейнах рек Вернитакайвеем и Янрамкываам, где в сообществах нередко доминируют специфические виды кальцефитного комплекса.

Во флоре района, насчитывающей более 300 видов сосудистых растений, обнаружена целая группа таксонов, нахождение которых представляет определенный ботанико-географический интерес. Эти виды и помещены в приводимый ниже перечень. Среди собранных материалов имеются таксоны, не идентифицирующиеся с какими-либо из ранее описанных видов, — представители родов *Potentilla*, *Oxytropis*, *Taraxacum* и др. Описания их будут опубликованы позже.

Cryptogramma stelleri (Gmel.) Prantl. — Р. Погынден — верховья. Очень редкий на Чукотке вид. На Западной Чукотке отмечается впервые. Растет в сырых расщелинах скал на изверженных породах основного состава.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки. Довольно редко отмечавшийся в континентальных районах Чукотки вид. На вершинах невысоких гряд и уступах горных террас местами очень обилен и образует характерные луговиковые сообщества.

Poa paucispicula Scribn. et Merr. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Погынден — верховья, р. Янрамкываам, р. Вернитакайвеем — истоки. Этот вид, ранее считавшийся редкостью на Чукотке и не приводившийся для Анюйского нагорья, оказался довольно обычным на Западной Чукотке. Отмечается главным образом на местах долгого залеживания снега и по берегам водотоков.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — Р. Вернитакайвеем; р. Погынден — верховья. Растение, повсеместно встречаемое на Чукотке в прибрежных районах, но гораздо реже — во внутренних. В Анюйском нагорье несколько раз отмечено у наледей и в верхнем поясе гор на высотах 800—1000 м. В аналогичных местообитаниях вид встречается в Чукотском и Анадырском нагорьях.

Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel.[2] — Р. Вернитакайвеем — истоки. Нахождение этого вида в верховьях р. Вернитакайвеем крайне неожиданно. Самые западные из ранее известных местонахождений вида отмечены на Чукотском полуострове. В бассейне р. Вернитакайвеем *P. wrightii* встречалась неоднократно и в заметном обилии в полосах стока на склонах гряды, сложенной палеозойскими породами. До сих пор *P. wrightii* считалась видом с узким амфиберингийским ареалом. Новое местонахождение сигнализирует о том, что реликтовые фрагменты ареала

---

[2] Определение подтверждено Н. Н. Цвелевым, которому авторы выражают свою признательность за просмотр материалов по злакам.

могут быть обнаружены на большом пространстве, разделяющем основную часть ареала и крайне западное местонахождение.[3]

Festuca baffinensis Polunin. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Самое западное на Чукотке местонахождение вида и пока единственное в промежутке между оз. Эльгыгытгын и Медвежьими островами в Восточно-Сибирском море. Вид встречен только однажды на склоне горы Туманной на высоте около 800 м, но, вероятно, в этой высотной полосе растет и на соседних поднятиях.

F. hyperborea Holmen. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки, пос. Безымянный. Вид отмечен только в верхнем поясе гор. Наши находки намечают западную окраину ныне известного ареала *F. hyperborea*, хотя произрастание этого вида в арктической Якутии вполне вероятно.

Roegneria villosa V. Vassil. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Сравнительно редкое на Западной Чукотке растение. Неоднократно отмечалось нами в районе исследований — главным образом у скал-останцов и на береговых обнажениях коренных пород, преимущественно в местах, экспонированных на юг. Для Западной Чукотки вид приводится впервые.

Eriophorum triste (Th. Fries) A. Löve et Hadač. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Вид встречается почти повсеместно в верхнем поясе гор на высотах более 600 м, главным образом в полосах обогащенного стока, а также в умеренно увлажненных и сырых травяных тундрах на выходах известняков.

E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Многочисленные местонахождения этого вида на Западной Чукотке и данные о распространении *E. callitrix* на территории, лежащей восточнее (Юрцев и др., 1973), дают основание считать, что это растение встречается во всех тундровых районах Чукотки. При флористических сборах поиски этого вида предпочтительнее вести в полосах стока на склонах или в сырых пятнистых тундрах нагорных террас.

Kobresia simpliciuscula (Wahlb.) Mackenz. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Довольно редкий на Чукотке вид. Как и в других районах, на Западной Чукотке это растение встречается главным образом в полосах стока на делювиальных шлейфах поднятий, сложенных известьсодержащими породами.

Carex scirpoidea Michx. — Пос. Билибино; пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Сравнительно редкое на Западной Чукотке растение. Перечисленные местонахождения замыкают западный край азиатской части ареала этого американского по преимуществу вида. *C. scirpoidea* встречается главным образом в умеренно увлажненных травяных группировках в нижних частях склонов на участках обогащенного стока или на известняках.

C. maritima Gunn. — Р. Погынден — верховья. Очень редко встречающийся на Чукотке вид. Единственное местонахождение у горы Дуги приурочено к интрузии пород основного состава.

C. amblyorhyncha V. Krecz. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Западночукотские находки значительно сокращают разрыв в арктической части ареала этого вида. Весьма редкое растение, возможно, часто пропускаемое коллекторами при сборах. Как и в других районах Чукотки, на западе *C. amblyorhyncha* тяготеет к полосам обогащенного стока.

C. supina Wahlb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. — Р. Янрамкываам. Редко встречающаяся в Советской Арктике раса степного вида *C. supina*. На Западной Чукотке во всех пунктах это растение предпочитает сухие южные склоны. Новая находка вместе с ранее обнаруженными нами местонахождениями в долине р. Лёльвергыргын и в окрестностях оз. Верхний

---

[3] Уже после написания статьи стало известно, что в 1974 г. *P. wrightii* была собрана в южной части Корякского нагорья (личное сообщение С. С. Харкевича).

Илирней несколько уточняет характер распространения вида в Анюйском нагорье.

C. glacialis Mackenz. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам; пос. Безымянный. Очень спорадически отмечаемое на Чукотке растение. Нынешние и наши более ранние сборы в окрестностях оз. Верхний Илирней и в верховьях р. Б. Кепервеем свидетельствуют о том, что в Анюйском нагорье этот вид, как правило, встречается на известьсодержащих субстратах и изверженных породах основного состава.

C. atrofusca Schkuhr. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. До последнего времени этот вид считался редкостью на Западной Чукотке, но в нашем районе он оказался довольно обычным в полосах обогащенного стока и на выходах известняков, где *C. atrofusca* является компонентом своеобразных кальцефитных осочковых группировок вместе с *C. petricosa*, *C. scirpoidea*, *Kobresia simpliciuscula* и др.

C. petricosa Dew. (=*C. macrogyna* Turcz.). — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Ярко выраженный кальцефильный вид, встречающийся только на выходах известняков. В обоих случаях обнаруженная *C. perticosa* была доминирующим растением в нижних частях пологих склонов, где довольно обильны были также *C. fuscidula* и *Hedysarum dasycarpum*.

C. membranacea Hook. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Местонахождения на Западной Чукотке — крайние западные точки ареала этого берингийско-американского вида. *C. membranacea* здесь неизменно приурочена к выходам палеозойских известняков и является типичным компонентом кальцефитного комплекса.

Juncus arcticus Wild. — Р. Янрамкываам. Очень редкое на Чукотке растение. Наши находки вида в низовьях Колымы и в Анюйском нагорье свидетельствуют о более или менее непрерывном распространении *J. arcticus* на северо-востоке Азии.

Betula extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil. — Р. Янрамкываам. Третье местонахождение вида в Анюйском нагорье. Небольшие заросли *B. extremiorientalis* приурочены к южному склону известняковой горы, где этот вид произрастает совместно с рядом кальцефильных видов: *Salix recurvigemis*, *Carex petricosa*, *Hedysarum dasycarpum* и др.

Claytonia tuberosa Pall. var. *czukczorum* (Volk.) Hult. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Очень редкий на Западной Чукотке вид. Встречен в водораздельной части нагорья в истоках р. Вернитакайвеем. В заметном обилии отмечался на местах долгого залеживания снега и в сырых поймах ручьев.

Minuartia stricta (Sw.) Hiern. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Редкий на Чукотке вид. В Анюйском нагорье до наших находок был отмечен только дважды (Ребристая, 1971; Юрцев, Галанин и др., 1975). Чаще всего *M. stricta* встречается по краям пятен грунта в полосах обогащенного стока на известьсодержащих породах.

Silene acaulis L. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Самое западное в Арктической Сибири местонахождение этого европейско-американо-чукотского вида. Растения наиболее обычны в местах долгого залеживания снега.

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Вторая находка на Западной Чукотке этого крайне редко встречающегося вида (см.: Юрцев, Галанин и др., 1975).

Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Второе местонахождение вида в Анюйском нагорье, представляющее в то же время крайне западную точку его ареала.

Ranunculus reptans L. — Руч. Ягодный; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Редко отмечаемое на Западной Чукотке растение, возможно, из-за своей малозаметности. Обычно на речных аллювиях, по берегам старичных озер.

R. punctatus Jurtz. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Вторая находка в Анюйском нагорье, являющаяся пятым из ныне известных местонахождений вида (см.: Юрцев, Жукова и др., 1975). Растения *R. punctatus* обнаружены лишь однажды в полосе обогащенного стока.

Papaver nivale Tolm. — Р. Вернитакайвеем — истоки; пос. Безымянный. Редкий горный вид, ранее отмечавшийся только в южной части Верхояно-Колымской горной страны. Встречается в верхнем поясе гор на щебнистых склонах и среди каменных россыпей.

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Перечисленные местонахождения — самые западные в ареале этого аркто-монтанного вида, известного пока только в пределах Чукотки и о. Врангеля. Как правило, *P. paucistaminum* встречается в полосах обогащенного стока.

P. anjuicum Tolm. — Пос. Безымянный. Эндемичный для Анюйского нагорья вид мака, известный пока только из двух пунктов: верховий р. Ергувеем и пос. Безымянного. Встречается в верхнем поясе гор, преимущественно на северных и северо-восточных склонах, в истоках ручьев — всегда в условиях хорошего увлажнения.

Cardamine hyperborea O. E. Schulz. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам; пос. Безымянный. Перечисленные находки приблизительно намечают западную окраину ареала вида. Обычные местонахождения *C. hyperborea* — берега ручьев в верхнем поясе гор.

Draba crassifolia Graham. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Крайне неожиданная находка вида, ранее неизвестного в Азии. Растения *D. crassifolia* неоднократно отмечались нами на местах долгого залеживания снега. От растущей по соседству *D. alpina* эти растения отличаются почти полным отсутствием опушения (кроме простых волосков по краям листьев) и продолговатыми, заметно суженными к основанию и верхушке стручочками.

D. lonchocarpa Rydb. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки. До недавнего времени этот вид был известен только в Северной Америке (Скалистые горы). За первой находкой в горах Сунтар-Хаята (Юрцев, 1968) последовала целая серия находок этого вида на Чукотке. Приведенные нами местонахождения — самые западные из известных на Чукотке. *D. lonchocarpa* — типичный ореофит, встречающийся на щебнистых склонах и вершинах в верхнем поясе гор.

D. micropetala Hook. — Пос. Безымянный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Вид, редко отмечаемый во внутренних континентальных районах Чукотки. В Анюйском нагорье встречается преимущественно в верхнем поясе гор — у мелких водотоков, в сырых западинах среди мхов.

D. stenopetala Trautv. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки. Вид довольно обычный в восточных районах Чукотки и гораздо реже отмечаемый на западе. По-видимому, по западной окраине Анюйского нагорья проходит западная граница ареала вида. *D. stenopetala* — ярко выраженный ореофит и встречается главным образом на вершинах и в верхних частях щебнистых склонов.

D. subcapitata Simm. — Р. Вернитакайвеем — истоки. Очень редкое на Чукотке растение, встречающееся главным образом в районах выходов известьсодержащих пород. Вид найден только однажды на вершине гряды, сложенной палеозойскими песчаниками.

Braya humilis (C. A. Mey.) Robins. subsp. *arctica* (Böcher) Rollins. Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Весьма редкое в арктической Сибири растение, ближайшие известные местонахождения которого находятся в низовьях р. Лены и на северо-востоке Чукотского полуострова. Вид дважды был собран нами на известняках — на сухих южных склонах в низкотравно-осочковых группировках, где очень обильны *Carex petricosa*, *C. fuscidula*, *C. glacialis* и др.

B. purpurascens (R. Br.) Bunge. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Очень редкий на Чукотке вид: до сих пор был известен только на крайнем востоке Чукотского полуострова и на о. Врангеля. Как правило, *B. purpurascens* встречается на карбонатных породах, и в данном случае местонахождения также приурочены к выходам известняков. В отличие от *B. humilis*, отмечаемой местами в заметном обилии, *B. purpurascens*, растущая обычно по соседству, попадается только единичными экземплярами.

Saxifraga grandipetala (Engl. et Irmsch.) A. Losinsk. — Р. Янрамкываам. Последнее местонахождение вместе с находкой вида в бассейне р. Ергувеем (приток р. Раучуа) намечает западную окраину ныне известного ареала *S. grandipetala*. Вид отмечается в сырых депрессиях и у водотоков на породах кислого состава — иногда в заметном обилии.

S. oppositifolia L. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Весьма редкий на Западной и Центральной Чукотке вид. Встречается предпочтительно на известьсодержащих породах.

S. flagellaris Willd. subsp. *setigera* (Pursh) Tolm. — Р. Вернитакайвеем. Редко отмечаемый на Чукотке таксон. Встречен однажды в верхнем поясе гор на уступе склона г. Туманной.

S. eschscholtzii Sternb. — Пос. Безымянный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Наши находки несколько расширили к западу ранее известный ареал этого аркто-монтанного вида. На Западной Чукотке *S. eschscholtzii* встречается только в верхнем поясе гор и, как правило, на высотах более 600 м.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Пока эти местонахождения вида являются самыми западными. Большей частью *S. porsildiana* отмечается в верхнем поясе гор — главным образом по берегам водотоков (где бывает очень обильна), но иногда встречается и на сырых галечниках ручьев в нижнем поясе. До недавнего времени этот таксон считался сугубо американским. Сейчас *S. porsildiana* известна во многих местах на Чукотке и найдена в Корякском нагорье.

Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки. Крайне западные местонахождения вида, ранее считавшегося узкоберингийским. Встречается преимущественно у водотоков в верхнем поясе гор, но местами отмечается на сырых пятнах суглинка на террасах и в седловинах в среднем поясе (на высотах 200—400 м).

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Сейчас, когда стали известны находки *P. kotzebuei* в низовьях р. Индигирки (Боч, Царева, 1974; А. А. Коробков — неопубликованные данные), наши сборы сокращают разрыв ареала этого вида, который даже на Центральной Чукотке встречается очень нерегулярно.

Potentilla crantzii (Crantz) Beck. — Руч. Ягодный; р. Погынден — верховья. Очень редкий на Чукотке вид. Ближайшие из известных местонахождений отмечены на центральной Чукотке в бассейнах рек Рывеем, Кувет и Куэквунь (Юрцев, Петровский и др., 1975). В нашем районе в обилии встречается на галечниках руч. Ягодного и р. Алярмагтын, реже — в травяных группировках на южных склонах.

P. anachoretica Soják. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Во флористических публикациях по Чукотке сходные по облику растения неоднократно упоминались под названием *P. multifida* L. s. l. как принадлежащие к одной из арктических рас этого циркумполярного агрегатного вида. Заметный полиморфизм арктических популяций комплекса *P. multifida*, нередко изолированных друг от друга, дает основание для выделения из этого комплекса целой серии таксонов видового или подвидового ранга. Чукотские популяции *P. multifida* давно выделялись флористами на Чукотке в качестве отдельного таксона; для него было предложено название *P. czuk-*

czorum Jurtz., опубликованное впервые без описания в 1974 г. (Юрцев, 1974). Как оказалось, этот таксон был в том же году описан Сояком (Soják, 1974) под названием *P. anachoretica* Soják. по сборам И. Шморгуновой с Западной Чукотки. Остается добавить, что растения этого типа, кроме Западной Чукотки, встречаются в Центральной и Восточной Чукотке, а также на о. Врангеля. Сходные растения были собраны и в низовьях р. Лены.

Как правило, *P. anachoretica* растет на скалах (или у их подножий), на сухих южных склонах или по краям высоких надпойменных террас.

P. rubricaulis Lehm. — Р. Погынден — верховья. На останцовой скале у подножья горы Дуга. Чрезвычайно интересная находка вида, который до недавнего времени не был известен в пределах СССР. Впервые *P. rubricaulis* была обнаружена на Чукотском полуострове в бассейне р. Путукунейвеем, и почти одновременно — в бассейне р. Амгуэмы в 1972 г. (Юрцев, Жукова и др., 1975).

Упомянутые местонахождения отстоят от крайних западных точек ареала этого американского арктического вида более чем на 1800 км. Местонахождения *P. rubricaulis* в Анюйском нагорье и на Чукотском полуострове разделяет расстояние более чем в 700 км.

Potentilla hookeriana Lehm. — Р. Янрамкываам; руч. Ягодный; р. Погынден — верховья. Изредка встречается на щебнистых южных склонах, береговых обрывах и на сухих пойменных террасах. Растения подобного облика в отечественных ботанических публикациях чаще приводятся под названием *P. arenosa* (Turcz.) Juz. Действительно, западночукотские популяции ничем не отличаются от аутентиков *P. arenosa*, но они также не имеют отличий и от образцов *P. hookeriana* из Северной Америки и вполне соответствуют описанию этого последнего вида. Хультен (Hultén, 1945) уже обращал внимание на отсутствие сколько-нибудь существенных различий у растений, относимых к этим двум таксонам. По-видимому, следует признать название *P. arenosa* более поздним синонимом *P. hookeriana* Lehm.

Dryas grandis Juz. — Р. Янрамкываам. Одно из самых западных на Чукотке местонахождений вида. Крайней западной точкой ареала *D. grandis* в Анюйском нагорье является долина р. Лёльвергыргын, но вполне возможно, что этот вид распространен и западнее, вплоть до р. Колымы. Довольно часто отмечается на сухих пойменных террасах рек Янрамкываам и Погынден.

D. integrifolia Vahl. — Р. Янрамкываам; р. Вернитакайвеем — истоки. Самое западное местонахождение вида на Чукотке. *D. integrifolia* обычно встречается на делювиальных шлейфах известковых гор вместе с *Carex perticosa*, *Kobresia simpliciuscula* и другими кальцефильными видами.

Astragalus umbellatus Bunge. — Руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Редко отмечаемое на Западной Чукотке растение. Встречается главным образом в верхнем поясе гор в полосах обогащенного стока и у водотоков.

A. frigidus (L.) Gray. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Вид этот привлек внимание своим обилием в поймах многих рек и ручьев посещенного нами района. Нигде в более восточных районах Чукотки *A. frigidus* не встречается столь широко и обильно.

Oxytropis semiglobosa Jurtz. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Первые на Западной Чукотке находки редкого, эндемичного для Чукотки вида. Ранее был известен только из нескольких пунктов в центре и на востоке Чукотки (Юрцев, 1974; Юрцев, Галанин и др., 1975). Оба раза отмечен на известняках — на сухих южных склонах в группировках с господством *Carex rupestris*, *C. glacialis* и др.

Hedysarum dasycarpum Turcz. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкынваам. Ранее только однажды был найден в Анюйском нагорье — в верховьях р. Ергувеем. Встречается в заметном обилии на выходах известняков, особенно в нижних частях склонов на участках с умерен-

ным увлажнением, где во время цветения создает красочный пурпуровый аспект.

Pachypleurum alpinum Ledeb. — Руч. Ягодный; р. Погынден — верховья. Как и *Potentilla crantzii*, этот аркто-альпийский вид оказался обильно представлен на галечниках ручья Ягодного и р. Алярмагтын. В других районах Чукотки *P. alpinum* отмечается крайне редко.

Gentiana barbata Froel. — Р. Янрамкываам. Редкий вид, лишь дважды до этого отмечавшийся на Чукотке (Юрцев, Галанин и др., 1975). Встречен на выходах известняков вместе с *Carex petricosa*, *Hedysarum dasycarpum* и другими кальцефитами.

G. tenella Rottb. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Очень редко отмечаемый на Чукотке вид, вероятно, часто пропускаемый при флористических поисках из-за малых размеров и неприметности растений, особенно в нецветущем состоянии.

Phlox sibirica L. — Р. Погынден — верховья. Редко отмечаемый на Чукотке вид. Серия находок в разных районах Чукотки несколько сократила разрыв между азиатской и американской частями ареала. Растение обычно встречается на скалах-останцах.

Galium verum L. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Редкое растение, отмечаемое иногда в нижних частях южных склонов и на сухих пойменных террасах.

Adoxa moschatellina L. — Р. Вернитакайвеем — истоки; р. Янрамкываам. Несколько раз вид отмечен в пойменных зарослях кустарников. На Западной Чукотке отмечается очень редко.

Leonthopodium ochroleucum Beauv. s. l. — Р. Янрамкываам. Вторая находка вида на Чукотке. Небольшая популяция *L. ochroleucum* отмечена на выходах известняков на склонах южных экспозиций.

Senecio frigidus (Richards.) Less. — Пос. Безымянный, руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья; р. Янрамкываам. Вид оказался довольно обычным в среднем и верхнем поясах гор, где встречается преимущественно в полосах обогащенного стока. Очень вероятно, что вблизи от перечисленных выше местонахождений проходит западная граница ареала *S. frigidus* — вида, нередко ошибочно включаемого в рамки *S. atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch.

Saussurea schanginiana (Wydl.) Frisch. — Р. Погынден — верховья. Вторая находка вида на Чукотке и снова в пределах Анюйского нагорья (см.: Юрцев, Петровский и др., 1975). По-видимому, оба местонахождения располагаются на восточной окраине ареала *S. schanginiana*. Вид отмечен в заметном обилии на уступах крутых южных склонов, часто в группировках с господством *Kobresia bellardii*. Судя по тому, что растение это встречается преимущественно на скалах, осыпных склонах и в других труднодоступных местах, можно предполагать, что его распространение в более южных частях Верхояно-Колымской горной дуги в действительности гораздо менее прерывисто, нежели это показано на карте ареала *S. schanginiana* (Эндемичные высокогорные растения. . . , 1974).[4]

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. — Пос. Безымянный; руч. Ягодный; р. Вернитакайвеем — истоки; р. Погынден — верховья. Довольно обычное растение на местах долгого залеживания снега в верхнем поясе гор. Изредка встречаются в нижнем поясе — возле крупных снежников.

Перечисленные новые находки относятся к видам, представляющим разные географические и экологические группы, и, естественно, значение этих находок может быть оценено в разных аспектах.

1. Обнаружение в Анюйском нагорье таких видов, как *Puccinellia wrightii*, *Festuca baffinensis*, *Carex membranacea*, *Silene acaulis*, *Draba crassifolia*, *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla rubricaulis*, *Oxytropis semiglobosa* и других, ранее известных только в более восточных районах, существенно уточняет представление о западных пределах распростра-

---

[4] Сокращение, принятое для сборника «Эндемичные высокогорные растения Северной Азии», вышедшего под редакцией А. И. Толмачева.

нения этих таксонов. Особенно примечательно нахождение трех видов: *Puccinellia wrightii*, до недавнего времени считавшегося эндемом района Берингова пролива; *Draba crassifolia* — американского аркто-альпийского вида, не известного в Азии; и *Potentilla rubricaulis* — характерного растения высокоширотных районов Северной Америки, тоже еще совсем недавно считавшегося эндемом американской Арктики.

Недавние находки *Puccinellia wrightii* в Корякском нагорье (Н. С. Пробатова и С. С. Харкевич, личные сообщения) служат дополнительным подтверждением того, что ныне известные местонахождения вида по существу являются остаточными фрагментами некогда более обширного и, возможно, сплошного ареала, простиравшегося на западе до низовий Колымы и Пенжинской губы. Можно предполагать, что расселение *P. wrightii* было приурочено к одному из периодов частичного осушения шельфа, когда климат на северо-востоке Азии был более холодным и более влажным, чем современный. Очень вероятно, что в это же время, когда летние температуры были более низкими, а зимы снежными, из пределов американского материка значительно распространилась к западу *Draba crassifolia* — вид, тяготеющий к местам долгого залеживания снега. В последующие периоды потепления и усиления континентальности климата ареал вида резко сократился, и в настоящее время в Азии известны только два местонахождения *D. crassifolia*: на о. Врангеля и в Анюйском нагорье.

Проникновение на запад Чукотки *Potentilla rubricaulis*, несомненно, связано с фазой холодного континентального климата, аналогичного современному климату западных островов Канадского арктического архипелага. Несмотря на ярко выраженный «американский» ареал *P. rubricaulis*, нет особых оснований связывать возникновение этого вида с американским континентом. Не исключена возможность, что *P. rubricaulis* сформировалась в области суши севернее современного Берингова пролива и широко расселилась на шельфовых территориях к востоку и западу, но в связи с последней морской трансгрессией азиатская часть ареала вида резко трансформировалась. Вполне вероятно, что на Чукотке еще будут выявлены новые местонахождения *P. rubricaulis*, которые позволят более четко представить картину редукции ареала вида.

2. Характер флористических комплексов на выходах палеозойских карбонатных пород в данном районе дает основание говорить об их заметном сходстве с аналогичными комплексами на востоке (Центральная Чукотка) и на западе (арктическая Якутия). *Cryptogramma stelleri*, *Puccinellia wrightii*, *Festuca baffinensis*, *Kobresia simpliciuscula*, *Eriophorum triste*, *Carex atrofusca*, *C. petricosa*, *C. glacialis*, *C. membranacea*, *Claytonia tuberosa*, *Silene acaulis*, *Oxygraphis glacialis*, *Ranunculus punctatus*, *Papaver paucistaminum*, *Draba subcapitata*, *Braya humilis* subsp. *arctica*, *B. purpurascens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Dryas integrifolia*, *Oxytropis semiglobosa*, *Hedysarum dasycarpum*, *Phlox sibirica*, *Senecio frigidus*, — вот далеко не полный перечень видов, встречающихся здесь на субстратах с повышенным содержанием кальция. Безусловно, западночукотский комплекс кальцефитов выявлен еще недостаточно полно и степень его сходства с другими аналогичными комплексами будет уточняться с каждым новым флористическим исследованием.

3. Наличие во флоре района большого числа видов с сильно расчлененными, дизъюнктивными ареалами указывает на значительные изменения, происходившие в климатической обстановке на западе Чукотки в разные эпохи четвертичного периода. Тот факт, что в эту группу видов входят как континентальные, так и океанические виды (такие как *Puccinellia wrightii*, *Silene acaulis*, *Acomastylis rossii*, *Beckwithia chamissonis*), свидетельствует о климатических флуктуациях, характеризовавшихся довольно значительными перепадами режимов тепло- и влагообеспеченности.

4. Эндемичные расы, найденные в районе, большей частью определенно тяготеют к восточносибирским континентальным видам. Так, *Papaver anjuicum* имеет несомненное родство с верхояно-колымским

P. nivale; кроме того, выявлены еще не описанные расы, близкие к *Oxytropis middendorffii*, *O. vassilczenkoi*, *Potentilla anachoretica*, *Taraxacum arcticum*.

Уже краткий анализ перечисленных флористических находок дает представление о своеобразии флоры района и позволяет надеяться, что изучение соседних территорий будет полезным и интересным с точки зрения флористики и ботанической географии.

ЛИТЕРАТУРА

Б о ч М. С., В. Т. Ц а р е в а. (1974). К флоре низовьев р. Индигирки (в пределах тундровой зоны). Бот. ж., 59, 6. — Р е б р и с т а я О. В. (1971). Род *Minuartia* (L.) Hiern. Арктическая флора СССР, 6. — Э н д е м и ч н ы е в ы с о к о г о р н ы е р а с т е н и я Северной Азии. (1974). Под ред. А. И. Толмачева. — Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. — Ю р ц е в Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Ю р ц е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Ю р ц е в Б. А., А. В. Г а л а н и н, Т. Г. Д е р в и з - С о к о л о в а, А. Е. К а т е н и н, Ю. П. К о ж е в н и к о в, А. А. К о р о б к о в, В. В. П е т р о в с к и й, Т. В. П л и е в а, В. Ю. Р а з ж и в и н, Н. Н. Т а р а с к и н а. (1973). Флористические находки в Чукотской тундре, 1. Новости систематики высш. раст., 10. — Ю р ц е в Б. А., А. В. Г а л а н и н, Т. Г. Д е р в и з - С о к о л о в а, А. Е. К а т е н и н, А. А. К о р о б к о в, Т. М. К о р о л е в а, В. В. П е т р о в с к и й, Т. В. П л и е в а, В. Ю. Р а з ж и в и н, Н. Н. Т а р а с к и н а. (1975). Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Новости систематики высш. раст., 12. — Ю р ц е в Б. А., П. Г. Ж у к о в а, Т. В. П л и е в а, В. Ю. Р а з ж и в и н, Н. А. С е к р е т а р е в а. (1975). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова, III. Бот. ж., 60, 2. — Ю р ц е в Б. А., В. В. П е т р о в с к и й, А. В. Г а л а н и н, А. Е. К а т е н и н, Ю. П. К о ж е в н и к о в, Ю. В. Р а з ж и в и н. (1975). Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973 г.). Бот. ж., 60, 6. — H u l t é n E. (1945). Studies in the *Potentilla nivea* group. Bot. notiser, 2. — S o j á k J. (1974). A new arctic *Potentilla* of the section *Multifidae*. Preslia, 46, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 VI 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(571.65/66)

Б. А. Юрцев. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. «Наука», Л., 1974 : 1—160

L. I. MALYSHEV, YU. P. KOZHEVNIKOV. *B. A. YURTSEV.* PROBLEMS OF BOTANICAL GEOGRAPHY OF NORTH-EAST ASIA. 1974

Очередная книга Б. А. Юрцева, которой посвящен настоящий обзор, как и две предыдущие крупные работы (Юрцев, 1966, 1968), представляет незаурядный интерес своим вкладом в развитие теории ботанической географии. Эта работа — расширенный вариант доклада, прочитанного на XI Международном ботаническом конгрессе в 1969 г. (Сиэтл, США) и опубликованного в международном сборнике.

Выход книги в свет обусловлен не только особым значением Северо-Восточной Азии для расшифровки узловых вопросов исторической географии растений, но также накоплением за последние 15—20 лет обширного фактического материала по флоре этой территории. Сам автор книги основное внимание уделял полевому обследованию Чукотки и Верхоянского хребта. Если на основе гербарных сборов, произведенных в основном до 50-х годов, для Чукотки было известно лишь 370 видов сосудистых растений (Малышев, 1972), то к 1966 г. выявленная флора составляла уже 570 видов (Юрцев, 1967), а к 1972 г. около 800 видов и рас (Юрцев, 1973). Поток флористических новинок не иссяк до сих пор. Отчасти поэтому Юрцев не прекращал работу над книгой даже после сдачи рукописи в печать, что видно по сноскам в ней. В целом флора крайнего Северо-Востока изучена к настоящему времени много полнее, чем ряда других районов Северной Азии.

Из названия книги, которое более соответствует сборнику статей, не ясно, какие ботанико-географические проблемы в ней рассматриваются. Однако во введении задачи и цель исследования охарактеризованы достаточно четко. Книга состоит из четырех основных разделов: 1) «Краткий очерк природных условий», 2) «Основные ботанико-географические закономерности дифференциации растительного покрова Северо-Восточной Азии», 3) «Ботанико-географическое разделение Чукотской тундры и проблемы Берингийского соединения Азии и Америки в позднем кайнозое», 4) «Флорогенетическое значение Берингийского сектора и соседних территорий». При этом последний раздел заменяет заключение. По содержанию видно, что работа написана по хорошо продуманному плану.

Углубленное рассмотрение затрагиваемых в книге проблем оказалось успешным прежде всего потому, что автор опирается на хорошо осмысленный, полноценный фактический материал по флоре и растительности района. В частности, по Чукотке он анализирует соотношение видов растений континентального и океанического склада, широтную дифференциацию флоры, проявления эндемизма, особенности распространения кальцефитов, закономерности пространственного распределения растительных формаций и пр. Явно выражен экологический подход к изучению флоры и стремление максимально использовать флористические данные для расшифровки ботанико-географических проблем.

Полевое обследование проведено в основном методом конкретных флор. Это позволило отметить на картах не только пункты нахождения того или иного вида растений, но также места их почти заведомого отсутствия. При обсуждении ареалов принималась в расчет также активность видов. Самостоятельное значение имеет карта с обозначением числа видов сосудистых растений в разных конкретных флорах Чукотской тундры (рис. 30). При этом, видимо, подразумевается, что размер обследованных участков приближается к 100 км^2. Если же участки отличаются по площади в несколько раз, было бы целесообразно в каждом конкретном случае указать их величину. Иначе трудно составить точное представление о сравнительном богатстве конкретных флор.

К Северо-Восточной Азии Юрцев относит территорию восточнее Ленской низменности, севернее низовья Алдана, Охотского моря и Камчатки. Лишь небольшая часть ее принадлежит арктическому ботанико-географическому поясу, тогда как основная площадь относится к гипарктическому [1] поясу, который состоит в свою очередь из по-

[1] Б. А. Юрцев пишет «гипоарктический», однако следовало бы писать «гипарктический», т. е. без соединительной гласной «о». В этом составном слове греческого происхождения приставка «гипо», оканчивающаяся на гласную, соединяется с начинаю-

лосы гипарктических тундр, полосы крупных стлаников и полосы гипарктической (или северной) тайги. Такая схема хорошо отражает действительную закономерность. Опубликованная почти одновременно схема горизонтальных биоклиматических зон растительности прибрежных районов Восточной Азии (Hämet-Ahti и др., 1974) хорошо обоснована для низких широт. Для Северо-Восточной Азии она может быть откорректирована по схеме Юрцева, несмотря на несоответствие терминологии.

На наш взгляд, выделение гипарктического пояса перспективно преимущественно в плане анализа истории становления растительного покрова Субарктики и сопредельных территорий. По-видимому, этот пояс соответствует амплитуде широтных сдвигов границы между Арктической и Бореальной областями в позднем кайнозое, с чем связано нахождение ряда бореальных видов растений в полосе гипарктической тундры, арктических видов в полосе гипарктической тайги и широкое распространение в обеих полосах одинаковых кустарниковых синузий.

Главной фитогеографической границей все же являются не северные и южные пределы гипарктического пояса, а рубеж между Арктической и Бореальной флористическими областями. С учетом положения этого рубежа автор книги составил схему флористического районирования Северо-Восточной Азии. В Арктической области выделены Восточно-Сибирская и Чукотская провинции, в Бореальной — Верхоянская, Северо-Охотская, Анюйская и Анадырско-Корякская. В свою очередь, они разделены в ряде случаев на подпровинции и округа. Эта схема отличается от предложенной ранее (Юрцев, 1966) для провинциального разделения гипарктического пояса. Возможно, различия вызваны тем, что прежняя схема — ботанико-географическая, тогда как новая — флористическая, к тому же более детальная.

Под влиянием некоторых флористических находок последних лет автор книги пересмотрел выдвинутый им ранее тезис (Юрцев, 1968) о том, что наиболее интенсивный флористический обмен между Арктикой и высокогорьями лесной зоны Восточной Сибири осуществлялся через континентальные субарктические нагорья Якутии. Он полагает теперь, что наиболее интенсивное проникновение арктических видов на юг совершалось в приберингийско-охотской субокеанической и умеренно континентальной полосе. Это хорошо согласуется с нашим заключением, что на Чукотке и в бассейне р. Анадыря содержится больше арктоальпийских видов, общих с флорой Станового нагорья, несмотря на большую удаленность территории, чем на Яно-Индигирском нагорье и в горах близ Охотского моря; следовательно, Чукотка и бассейн Анадыря, по-видимому, играли большую роль в обогащении Азии и Америки арктоальпийскими видами (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972, стр. 160).

Книга богата оригинальными концепциями. Многие из них вполне убедительны. Представляет интерес заключение Юрцева, что флористическая «обезличенность» северных горных территорий Бореальной области — не следствие затухания формообразовательных процессов, а скорее объясняется более широкими возможностями для расселения сформировавшихся здесь гольцовых видов по Арктической области.

Юрцева никак нельзя упрекнуть в избыточной ортодоксальности суждений. В некоторых случаях он занимает весьма гибкую позицию. Им предложено проводить западную границу Берингийского сектора Голарктиса по р. Колыме, а западную границу собственно Берингии (Центрально-Берингийского сектора) по р. Амгуэме. В то же время он считает возможным по соотношению континентальных и океанических (по характеру ареала) видов растений проводить ботанико-географическую границу между Сибирью и Дальним Востоком альтернативно по четырем рубежам в разных долготных секторах Чукотки.

Дискуссионным остается вопрос о разделении Берингии на флористические провинции. Как и прежде, Юрцев рассматривает Чукотку и Аляску в качестве особых, но сходных провинций, или провинций-близнецов. Хультен отстаивает взгляд на существование единой амфиберингийской провинции с учетом того, что флора на обеих сторонах Берингова пролива идентична за очень немногими исключениями (Hultén, 1967). Флора Северной Берингии была идентична на азиатской и американской сторонах во время последнего сухопутного соединения около 12 000 лет назад; лишь позднее несколько американских таксонов распространились на запад до пролива, а несколько азиатских таксонов также достигли пролива, но тоже не преодолели его (Hultén, 1973). Окончательное решение вопроса упирается не в недостаток фактического материала, а в различие субъективных к нему подходов. Юрцев допускает, что наличие многочисленных видов, общих или даже эндемичных одновременно для Северо-Востока Азии и Крайнего Северо-Запада Северной Америки, «позволяет ставить вопрос» о возможности объединения тундровых частей этих смежных территорий в одну фитохорию, противопоставляемую более континентальным районам обоих материков. В то же время он обращает внимание на то, что несколько десятков видов, в том числе представители чисто азиатских и чисто американских секций и даже родов, остановилось в своем распространении как на азиатской, так и на американской сторонах Берингова пролива, не проникнув на соседний материк. Хультен из не перешедших через Берингов пролив растений приводит для п-ова Сьюард лишь 27 видов и для Чукотского полуострова 21 вид (Hultén, 1973).

щимся с гласной же прилагательным «арктический». Вследствие этого приставка утрачивает свою конечную гласную. Аналогично этому мы говорим «голарктический», вместо «голоарктический». Зато в слове «неоарктический» сохраняется буква «о», чтобы избежать смешения с однозвучной для русского языка отрицательной частицей «не», тогда как в других языках буква «о» в этом случае, как правило, опускается.

Автор широко использует данные геоморфологии, палеонтологии, исторической географии и других наук, но при этом не отвлекается далеко от анализа данных по современной флоре. Большое внимание уделено обсуждению роли Берингова пролива в качестве ботанико-географического рубежа, причин преобладания в четвертичное время трансберингийских миграций из Азии в Америку, роли Северо-Востока Азии как очага формирования континентальных элементов северных флор, влияния на флору периодического соединения обоих материков, условий обезлесения Берингийского перешейка и пр. Учитывая данные по современной флоре, автор книги не поддерживает максималистских оценок размеров среднеплейстоценового оледенения на востоке Чукотского полуострова.

В результате критического рассмотрения разнообразных данных Юрцев создал достаточно хорошо скоординированную в большинстве своих частей флорогенетическую схему, которая разумно объясняет основные особенности современной флоры Северо-Восточной Азии и ее историческую связь с флорой Аляски. Одним из главных является вывод, что Берингийский сектор Арктики отличался в четвертичное время крайней нестабильностью растительного покрова и по существу был ареной разнообразных флористических миграций. Вместе с тем эта территория не только выполняла пассивную роль регулятора миграций. Как часть Мегаберингии, она была своеобразной флорогенетической лабораторией северных зон Земли, «генератором» и «хранителем» континентальных и океанических элементов флоры.

Флорогенетический анализ предпринят Юрцевым в основном для позднего кайнозоя, при этом вопросы миграций рассмотрены подробно, но роль территории как «генератора» флоры освещена слабо. Видимо, это объясняется тем, что корни филогенеза уходят в глубь предшествующих геологических эпох и обнаруживаются с трудом на основе анализа современной флоры. Как оговаривает сам автор книги, вопросы генезиса флоры в предшествующие геологические эпохи выходят за рамки задач предпринятого исследования.

Юрцев как будто не склонен приписывать Берингии в узком ее понимании особого по важности флорогенетического значения, хотя в книге нет прямого высказывания по этому поводу. Вместо этого он ведет речь о Мегаберингии, включая в нее вслед за некоторыми зоологами и палеонтологами весь Северо-Восток Азии с прилегающими районами Якутии и северным Забайкальем, а также Камчатку, Хультению и Северо-Запад Северной Америки. Включение в Мегаберингию обширной части Якутии вызывает большие сомнения.

Дискуссионность отдельных рассматриваемых в книге положений не снижает явных ее достоинств. Наоборот, это делает книгу особо интересной. Она ярко иллюстрирует возможности флористики в деле расшифровки проблем исторической географии растений. Актуальность связанных с Берингией проблем продемонстрировал состоявшийся в Хабаровске в 1973 г. всесоюзный симпозиум. Тезисы докладов опубликованы в сборнике «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в Кайнозое» (1973). Юрцев — один из инициаторов этого симпозиума.

ЛИТЕРАТУРА

Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. — Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии: 17—40. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, XIX. — Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические наблюдения на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7 : 1031—1043. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Восточной Сибири. — (Юрцев Б. А.) Yurtsev B. A. (1972). Phytogeography of Northeastern Asia and the problem of Transberingian floristic interrelations. In: Floristics and palaeofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam : 19—54. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7 : 965—964. — Hämet-Ahti L., T. Ahti, T. Koponen. (1974). A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions. Ann. Bot. Fennici, 11 : 59—88. — Hultén E. (1967). Comments on the flora of Alaska and Yukon. Arkiv Bot., Ser. 2, 7, 1 : 1—147. — Hultén E. (1973). Supplement to flora of Alaska and neighboring territories. A study in the flora of Alaska and Transberingian connection. Bot. Notiser, 126 : 459—512.

Л. И. Малышев.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Иркутск.

Получено 24 III 1975.

Ботаническая литература по Северо-Востоку Азии пополнилась крупной работой известного исследователя. Книга представляет ботанико-географическую сводку фактов и представлений, накопленных до 1974 г. Бесспорно огромное познавательное значение книги. Кроме того, она в какой-то мере ориентирует дальнейшие ботанические и палеогеографические исследования на Северо-Востоке Азии.

Вместе с тем нельзя не отметить, что в книге имеются существенные недостатки, на которые следует обратить внимание.

Книгу составляют 4 главы, первая из которых представляет очень краткий физико-географический очерк. Природные условия Северо-Востока крайне разнообразны, поэтому, на наш взгляд, следовало бы уделить их характеристике, особенно климатической, значительно больше места, чем это сделано в книге. Это тем более важно, что в дальнейшем Б. А. Юрцев пользуется такими понятиями, как континентальность и океаничность климата. Очевидно, что эти понятия основаны на климатических показателях. Называя климат юго-западной и центральной частей о. Врангеля резко континентальным (стр. 89), автор книги основывается на наличии континентальных (по типу ареала) видов растений, слагающих «тундро-степные» группировки, а не дает оценку климата по его собственным признакам. Физико-географы (например, Г. В. Горбацкий, 1964) рассматривают климат о. Врангеля как типично морской.

Основными главами книги являются вторая и третья. Вторая глава посвящена ботанико-географической дифференциации Северо-Востока. В ней расематриваются вопросы разграничения Арктической и Бореальной флористических областей, разграничения арктических и гипоарктических территорий и распространения степных сообществ; дано флористическое районирование азиатского Северо-Востока до ранга округов.

«Основные ботанико-географические закономерности. . .» (начало названия главы) даются на основе флористического деления, что противоречит твердо установленному положению о том, что растительность изменяется в ходе исторических изменений среды быстрее, чем флора. Было бы логичнее придавать «флористическую окраску» ботанико-географическим подразделениям, а не наоборот. Во флористическом отношении граница леса является более существенным рубежом, чем рубеж между Гипоарктическим и Арктическим поясами, и еще более весомым, чем между Гипоарктическим и Бореальным поясами. Юрцев указывает, что «ботанико-географическая система зонального деления Севера дополняет флористическую и геоботаническую и легко может быть согласована с ними». Остается непонятным, почему это не сделано в данной книге.

Юрцев считает, что типичные (северные) и кустарниковые (южные) тундры, отличающиеся по высоте *Betula exilis*, нерезко разграничены. С этим нельзя согласиться. Западная граница Амгуэмского переходного округа, в трактовке Юрцева (стр. 26, рис. 6), представляет не флористическую, а ботанико-географическую границу, оконтуривающую южно-тундровую растительность межгорных впадин вплоть до северных отрогов Амгуэмо-Куветского массива. На севере эта граница отделяет друг от друга приморские, континентальные и океанические флористические комплексы. Весьма характерно, что эта граница протягивается не в широтном направлении, а в долготном, что связано с океаническим климатом Чукотского полуострова. Климат материковой Чукотки континентален, поэтому уже в долине Амгуэмы растительность южнотундрового типа не является, во-первых, островной, а во-вторых, следствием зональной инверсии, как считает Юрцев (стр. 15). Южнотундровая растительность простирается без перерыва по межгорным впадинам в глубь Амгуэмо-Куветского массива начиная от р. Амгуэмы. По мере увеличения континентальности в межгорных впадинах на реках Телекае, Танюрере, Белой, Канчалане, вплоть до Марковской впадины, входящей уже в Бореальную область, начинают встречаться чозениевые рощи.

Нельзя согласиться и с тем, что нивальные виды полосы арктических тундр относятся к интразональному элементу (стр. 19). Распространение этих видов на Чукотке подчинено зональным условиям. По мере увеличения континентальности климата с востока на запад Чукотки и все большего развития южнотундровой растительности нивальные виды постепенно выклиниваются.

Для ботанико-географического обозрения Северо-Востока, предпринятого Юрцевым, было бы более целесообразным выделение и анализ лесотундры, чем деление Гипоарктического пояса на гипоарктическую тайгу и гипоарктические тундры. Все прежние исследователи Северо-Востока считали необходимым рассматривать лесотундру как особую зональную единицу. Поэтому схема ботанико-географического деления Г. Ф. Старикова (Леса Магаданской области, 1958) более соответствует природным комплексам, чем схема Юрцева (стр. 11, рис. 2). На «Карте геоботанического районирования СССР» (1947) дифференциация растительного покрова Северо-Востока показана очень логично и более детально, чем на схеме Юрцева. Требуется лишь уточнить положение некоторых границ, но на схеме Юрцева это не делается, и остается сомнение в преимуществе этой схемы, тем более что комментируется она весьма бегло.

Самое северное местонахождение ели указывается В. Н. Васильевым (1956) для р. Майна (приток Анадыря) по данным В. Ф. Овсянникова, а также В. Б. Сочавой (1933). Так что местонахождение ели на р. Яме не самое северное, как указано на стр. 17. Согласно Сочаве (1933), в бассейне Майна найдены мелкие деревца (15 см высотой) аянской ели. Он полагал, что семена ели могли быть занесены сюда птицами. Однако анализ этого предположения (какие птицы, характер их питания и поведения) не дает положительного результата. Надо полагать, что эта находка представляет реликт каргинского времени.

Характеристике степных сообществ в книге уделяется мало внимания, так как совсем недавно вышла статья Юрцева (1974), посвященная этому вопросу. Следует отметить, что степные сообщества определяются автором сугубо флористически. Другие признаки, приводимые Юрцевым, с нашей точки зрения, несостоятельны. Так, позднелетнее «выгорание» степной растительности характерно и для других типов растительности, так же как и соответствующий набор жизненных форм.

Пользуясь флористическими и физиономическими критериями, примененными Юрцевым для Чукотки, различные категории «степной» растительности можно выделить в Ленинградской области и на всем европейском Северо-Востоке, а вероятно, и на Северо-Западе. В 1974 г. нами были осмотрены участки на оз. Эльгыгытгын, которые характеризуются Юрцевым как тундро-степные (стр. 19, рис. 3). Это разреженные группировки крутых участков склонов высокой надозерной террасы между скалистыми входами коренных пород. Узколокализованно здесь растут четыре вида континентальных термоксерофитов совместно с широко распространенными на Чукотке криоксерофитами и несколькими мезофитами, включая *Dryas punctata*. В другом месте имеется угнетенная популяция *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* среди куртин дриады. В растительном покрове окрестностей оз. Эльгыгытгын растительность этих скал весьма своеобразна, но ее тундро-степной характер сомнителен.

Континентальные ксерофиты нередко обнаруживаются среди чуждой им растительности. Крайняя флористическая вариабельность характеризует степные сообщества, и провести типологическую границу между ними и криоксерофитными группировками часто очень трудно. При классификации степных сообществ по набору видов должны учитываться и такие показатели, как общее покрытие растительности. Есть степные сообщества, растительный покров которых скрывается из виду на расстоянии нескольких метров; в других покрытие накипных лишайников достигает 80%; в третьих лишайники отсутствуют, и т. д. В наиболее континентальных районах Чукотки площадь «степных» участков в единичных случаях достигает 50×50 м. Большая часть этих участков имеет площадь 5—20 м². Такие участки обычно ограничены кустарничковой тундровой растительностью, среди которой обитают и «степняки», например *Pulsatilla multifida*. Последнее наводит на мысль, что «степная» растительность Чукотки быстро деградирует в наше время под натиском тундровой растительности. Исследование динамики различной растительности, на наш взгляд, более целесообразно, чем статическое обозначение ее существующего многообразия. Понятие «степоиды», рекомендованное В. Б. Сочавой и В. В. Липатовой (1960) для серийных остепненных группировок Амурской подтайги, нам кажется весьма удачным и для других районов, в том числе и для Чукотки. Критика Юрцевым (1974) этого понятия, основанная на противопоставлении степоидам «лесоидов—сильвоидов», т. е. островов леса за пределами лесных зон, нам представляется неубедительной. Лесные острова вносят существенное изменение в режим абиотической составляющей среды, тогда как степоиды не оказывают на нее никакого влияния, а целиком зависят от нее. Настоящие степи (не только в зональном смысле, но и в интразональном) играют значительную средообразующую роль.

Схема флористического районирования, данная в книге, безусловно неравнозначна по отработанности в разных своих частях. В частности, Северо-Охотская провинция охарактеризована по немногим данным самого автора. В результате в числе флористических аргументов выделения подпровинций в пределах этой провинции фигурируют виды, найденные в 1974 г. в «несвойственной» им подпровинции.

Третья глава книги Юрцева посвящена ботанико-географическому делению Чукотки и проблемам Берингии. Эта глава вызывает наибольшие несогласия и в том, что касается палеогеографических построений, и особенно в отношении разграничения Чукотской провинции. Прежде всего нельзя считать удачной идею о неподчинении переходного Приамгуэмского округа ни одной из смежных подпровинций. Это касается и других подобных округов на схеме флористического районирования Арктики (стр. 142). Такая трактовка не только противоречит принципу ординации классификационных категорий, но и затушевывает историческое значение этой территории. Нужно отметить пристрастие автора к восточному элементу Чукотской флоры в сравнении с западным. Так, при подсчете западных видов не учтены 24 вида. Напротив, ряд восточных, по Юрцеву, видов проникает и в континентальные районы, а в 1974 г. 26 «восточных» видов из 49 в списке Юрцева (стр. 74, 83) было найдено нами в окрестностях Анадыря, который входит в Континентальную подпровинцию.

Современная физико-географическая обстановка на Чукотке часто толкуется неточно или даже неверно. Автор нередко пользуется единичными наблюдениями, неправомерно обобщая их. Например, на северном макросклоне хр. Искатень снег действительно выпадает раньше, чем на южном, но стаивает там он тоже раньше, а не позднее (стр. 78). Обилие крупных снежников характеризует южный, океанический макросклон этого хребта, а для северного континентального они малохарактерны. Все же здесь изредка встречаются участки с нивальной обстановкой на щебнистых склонах гор, поэтому последние не являются специфическими только для Иультинского горного массива (стр. 78). Здесь же автор пишет, что «большинство растений океанического склада, обитающих в континентальных и умеренно континентальных районах Амгуэмской котловины, приурочено к тем элементам макро-, мезо- и микрорельефа, на которых усиленно накапливается и дольше сохраняется снег». Однако это не соответствует действительности. Так, в списке на стр. 74 перечислены виды с самой различной экологией, а к океаническим эдификаторам относятся обитатели щебнистых сухих тундр.

Нельзя сказать, что флоры приморских низменностей «обезличены» (стр. 79), так как их объем соответствует объему флор смежных гористых территорий, и в каждой флоре имеются восточные и западные дифференциальные виды; но при этом на Конергинской низменности не наблюдается «небольшого перевеса океанического комплекса» (стр. 79); напротив, его меньше, чем континентального. Нельзя согласиться *и с тем, что западные и восточные виды «разделены топологически»* (стр. 79). Значительно чаще наблюдается их смешение. Переходная полоса между континентальной и океанической Чукоткой, в которой встречаются соответствующие элементы ее флоры, представляет прекрасную возможность для исследования особенностей этого стыка. Нами установлено, что обширная группа видов с одинаковым типом ареала на пределе своего географического распространения занимает большинство экологических ниш в ландшафте,[1] т. е. диспергируется в нем. Это и является причиной того, что в одном местообитании мы находим представителей различных географических групп.

Трактовка в книге отношения дифференциальных видов к элементарным геохимическим ландшафтам является произвольной. Указывается отношение растений только к двум типам геохимических ландшафтов: транзитным и элювиальным. Автор считает, что условно-восточные виды «тяготеют к участкам с подтоком обогащенных основаниями почвенных растворов» (транзитные ландшафты), а условно-западные виды характерны для участков, откуда выносятся основания (элювиальные ландшафты). При этом главенствующая роль отводится почвенному кальцию (стр. 91). Так же как и в ряде других вопросов, здесь делается сначала предположение («по-видимому»), которое затем сменяется уверенностью.

Однако о геохимических особенностях некарбонатных элементарных ландшафтов автор рассуждает, не основываясь на конкретных данных; поэтому явление кальцефилии толкуется неправомерно расширенно. По нашим данным, подавляющее большинство предполагаемых кальцефитов являются в сущности ацидофобами. Эти растения селятся на западе Чукотского полуострова в интервале pH 6—8, т. е. в более или менее нейтральной среде. А нейтральная среда создается в основном не за счет кальцификации субстратов (хотя это тоже бывает), а вследствие выноса любых растворенных соединений талыми водами снежников и мерзлоты, которые практически дистиллированы. Карбонаты здесь большей частью ни при чем, хотя там, где они имеются, ацидофобы, естественно, становятся кальцефитами.

Степные растения, по Юрцеву, «характерны для сухих южных склонов, где основания накапливаются даже на делювии некарбонатных пород» (стр. 86). Однако «степные» растения обычно приурочены к склонам высоких надпойменных террас, образованных рыхлой четвертичной толщей (галька, песок, гравий), напоминающих железнодорожную насыпь. На поверхности этих террас почти всегда располагаются олиготрофные болота, подстилаемые вечномерзлыми слоями. Рыхлый материал склонов не содержит карбонатов, а если содержал их когда-то, то они давно вымыты.

Нельзя согласиться и с тем, что растения горных элювиальных экотопов обладают повышенной чувствительностью к континентальности—океаничности климата (стр. 85). При сопоставлении континентальных и океанических районов хорошо видно, что максимум флористических различий приходится на поймы рек, нижние части гор и их шлейфы (транзитные элементарные ландшафты). Это же подтверждает приуроченность континентальных видов птиц, являющихся хорошими индикаторами среды обитания. Объясняется это тем, что склоны гор и в резко континентальных пунктах Чукотки весьма океаничны в климатическом отношении.

Юрцев неправ, что более резко флористические различия континентальной и океанической частей Чукотки проявляются в ее южных районах (стр. 88). К северу от хр. Искатень имеется в три раза больше дифференциальных видов, чем в самом хребте и его южных отрогах, а отношение континентальных видов к океаническим (без учета заходящих видов) составляет 6 : 1. Таким образом, в северной части переходной полосы флористический переход очень резок, тогда как в южной ее части граница более размыта.

Отграничение Чукотской провинции от Аляскинской, с нашей точки зрения, не оправдано. Ведь если сотня видов является основой для этого разделения, то столько же видов служит основой для разделения Континентальной и Берингийской подпровинций Чукотской провинции. Одно и то же количество видов не может служить для обоснования границ разного ранга. По-видимому, Хультен (Hultén, 1973) прав, считая, что восточную Чукотку и западную Аляску надо рассматривать не как две флористические провинции, но как подпровинции одной провинции.

Ценной частью книги являются обзорные разделы, посвященные Берингии. Однако нужно отметить, что в настоящее время имеется много весьма противоречивых палеографических данных по Чукотке, на основе которых может быть построено несколько логичных флористических интерпретаций. Очевидно, что только в будущем (вероятно, с появлением новых методов исследования) станет возможным построение единственной палеографической концепции Чукотки, включая ее флорогенез.

Последняя, краткая глава книги касается флорогенетического значения огромной территории, включающей бассейн р. Лены, весь Северо-Восток, северную Охотию и Камчатку, всю северо-западную Америку. Эта территория названа Юрцевым Мегаберингией. По его мнению, она имеет значение «своеобразной флорогенетической лабо-

[1] Это касается не только предела географического распространения элементов флоры (флорул, в смысле А. И. Толмачева), но и вообще связи географического распространения видов с их распределением по экологическим нишам.

раторни северных зон Земли», функционировавшей непрерывно несколько последних миллионов лет, включая периоды катаклизмов, которые влияли на интенсивность формообразования.

Остается пожалеть, что в книге не уделено места характеристике флор, растительности и физико-географической обстановке хотя бы отдельных, наиболее интересных мест Северо-Востока Азии.

Здесь затронуты только принципиальные (и далеко не все) недостатки книги. На указание более мелких ботанико-географических погрешностей и неточностей по вопросам флорогенеза нам не хватило места. Признавая весьма положительное значение книги в целом, все же нельзя согласиться со многими выводами, сделанными Юрцевым.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В кн.: Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Горбацкий Г. В. (1964). Северная полярная область. — Сочава В. Б. (1933). К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. ж., 18, 4. — Сочава В. Б., В. В. Липатова. (1960). Группировки степных растений в амурской подтайге. Сборник работ по геоботанике, ботанике, географии, систематике растений и палеогеографии. Тр. МОИП, III, секц. бот. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — Hultén E. (1973). Supplement to flora Alaska and neighboring territories. Bot. Notiser, 126.

Ю. П. Кожевников.

Институт биологических проблем Севера, АН СССР г. Магадан.

Получено 20 XII 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4(47+571.1/5 : 51)

Henrich Walter. Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. C. Fischer Verlag Stuttgart. 1974 : 1—452. (Г. Вальтер. Растительность Восточной Европы, Северной и Центральной Азии. 1974)

T. A. RABOTNOV. (A REVIEW)

Двухтомная монография Г. Вальтера «Растительность земного шара» [1] хорошо известна ботаникам нашей страны. В ней обобщены результаты эколого-физиологических исследований отдельных типов растительности. В дополнение к ней Вальтер организовал под своей редакцией издание серии монографий, посвященных описанию растительности крупных регионов земного шара. В эту серию входят 10 томов.

Том 1 «Растительность Северной и Центральной Америки» (1965); том 2 «Растительность Южной Америки» включает 3 книги: «Леса Южной Америки» (1966), «Карта растительности Южной Америки» (1972) и «Безлесные области Южной Америки» (подготавливается к печати); том 3 «Растительность Африки» (1973); том 4 «Растительность Австралии и Тасмании»; том 5 «Растительность тропической Азии, включая Индонезию, Филиппины и Новую Гвинею»; том 6 «Растительность Восточной Азии»; том 7 «Растительность Восточной Европы, Северной и Центральной Азии»; том 8 «Растительность Европы без Восточной Европы»; том 9 «Острова Тихого океана, включая Новую Зеландию»; том 10 «Карты климадиаграмм отдельных континентов и экологическое расчленение климата земного шара» (1974). Тома 4—6, 8 и 9 подготавливаются к печати.

Не возникает сомнения в большой научной значимости предпринятого Вальтером издания. Все монографии представляют большую ценность для ботаников различных стран. Особенно ценны монографии тех регионов, литература о растительности которых опубликована на языках, которыми не владеют ботаники многих стран. Это, в частности, относится к рецензируемой книге, посвященной описанию растительности региона, куда входит почти вся территория СССР, за исключением Прибалтики, юго-западной Украины, Приморья и Сахалина (Дальний Восток). В рассматриваемый регион, помимо территории СССР, входит северная часть Афганистана и Центральная Азия до Большого Хингана на Востоке и до Гималаев на Юге. В книге Вальтера основ-

[1] H. Walter. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 1, 1 Auflage, 1962; 2 Auflage 1964, 3 Auflage 1973. Bd. 2, 1968. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena. Г. Вальтер. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1, 1968, т. 2, 1974, т. 3, 1975. Изд. «Прогресс», М. (в русском издании 2-й том немецкого издания разделен на 2 тома).

ное внимание уделено характеристике растительности СССР; растительность территорий, расположенных за пределами нашей страны, охарактеризована всего на 40—50 страницах. Естественно поэтому, что такую книгу было целесообразно написать советским геоботаникам. Однако, как пишет в предисловии к книге Вальтер, его попытка найти автора для данной книги среди ученых нашей страны не увенчалась успехом. Он был принужден сам выполнить эту работу, тем более что среди зарубежных геоботаников никто, кроме него, не смог бы написать рецензируемую книгу. Вальтер владеет русским языком, давно интересовался растительностью Восточной Европы, лично знаком с растительностью Юга европейской части СССР, опубликовал ранее книги о растительности Восточной Европы и Крыма.

В регионе, растительность которого описывается в книге Вальтера, как нигде на земном шаре, выражена зональность растительного покрова. Поэтому естественно, что Вальтер после краткого введения дает достаточно обстоятельную характеристику основных природных зон: арктических пустынь и тундр, бореальных хвойных лесов (тайги), хвойно-лиственных лесов, степной зоны, полупустыни и пустыни. Особо описывается растительность основных горных областей по поясам. Для Кавказа дано описание растительности отдельных природных областей.

Для общей характеристики растительности СССР Вальтер использовал две работы: учебник В. В. Алехина «Растительность СССР в основных зонах» (2-е издание 1951 г., под редакцией С. С. Станкова) и «Растительный покров СССР», пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» в масштабе 1 : 4000 000 (под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, 1956). Книга В. В. Алехина (опубликована впервые в 1936 г.) была написана в то время, когда растительность многих регионов СССР еще не была достаточно изучена. При подготовке ее второго издания его редактор С. С. Станков просил лиц, привлеченных к обновлению текста, не делать каких-либо дополнений, а ограничиться лишь устранением неточностей, имевшихся в первом издании. Лишь разделы о растительности тундр и зоны хвойных лесов были существенно переработаны В. С. Говорухиным, в то время как в остальные главы были внесены лишь незначительные изменения. В настоящее время эта книга устарела. Очень важно поэтому использование Вальтером работы под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, которая и в настоящее время является наиболее полным источником сведений о растительности СССР. Помимо упомянутых двух книг, Вальтер использовал большое число монографий и статей, посвященных растительности отдельных районов СССР. В результате ему удалось дать достаточно хорошее представление о зональной растительности нашей страны. Менее удачна характеристика интразональной растительности. Так, почти ничего не сказано о верховых болотах, характерных для зоны тайги, в частности об огромном болотном массиве в Западной Сибири, названном М. И. Нейштадтом «мировым природным феноменом». В книге Вальтера болота особо охарактеризованы лишь для Полесья. Луга довольно подробно описаны лишь для степной зоны Украины и для Полесья. Характеристика «осиновых кустов» и «березовых колков» Западной Сибири включена в главу, посвященную зоне неморальных лиственных лесов, хотя правильнее было бы их включить в описание растительности лесостепи. Следует также отметить, что в нашей стране, вслед за Н. М. Сибирцевым, почвоведы и геоботаники различали помимо зональных почв и растительности «интразональные», характерные для определенных зон, и «азональные», приуроченные к поймам рек. Вальтер вместо принятого у нас термина «интразональная растительность» применяет термин «азональная», что нельзя признать правомерным. В настоящее время термин «азональная растительность», по-видимому, никем в СССР не используется. Все это, конечно, не может снизить высокой ценности монографии Вальтера. Ознакомление с ней позволит зарубежным ученым получить правильное представление о растительности огромной территории, а также познакомиться с результатами исследований ряда советских ученых. Помимо текста, большую ценность представят превосходные иллюстрации, в том числе многочисленные климадиаграммы.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет. Получено 17 III 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 58[581.4+581.1+575+005+581.9

Progress in Botany: Morphology, Physiology, Genetics, Taxonomy, Geobotany. Fortschritte der Botanik: Morphologie, Physiologie, Genetik, Systematik, Geobotanik. Vol. 36. Berlin, Springer, 1974 : I—XVIII, 1—359. DM. 98. (**Прогресс в ботанике**: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. Том 36. 1974)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Справочно-библиографическое издание, очередной том которого является предметом настоящего сообщения, выходит в виде ежегодников с 1932 г. На титульном листе первого тома было указано, что он содержит обзор литературы, вышедшей в 1931 г.

Ежегодники публиковались с правильной периодичностью до тома 10-го включительно, вышедшего в 1941 г. и охватывавшего литературу предшествующего 1940 года. Том 11-й появился только в 1944 г. (информация о литературе 1941 г.), а том 12-й — в 1949 г., т. е. через пять лет. В нем был дан обзор ботанических работ за 1942—1948 гг. Том 13-й, вышедший в 1951 г., охватил издания 1949—1950 гг., а том 14-й (1953) — публикации 1951 г. В 1954 г. вышло в свет два тома: 15-й — за 1952 г. и 16-й — за 1953 г. Тем самым восстановилось регулярное издание ежегодников, причем до тома 27-го (1965) в каждой книге по-прежнему указывалось, что учтена литература предшествующего года. На титульном листе тома 28-го такой пометки уже не было, и она больше не появлялась.

Томом 36-м начинается новый этап в жизни ежегодника. Если раньше английские тексты печатались в нем в виде исключения, то теперь английский язык стал главным, отодвинув немецкий далеко назад. В связи с этим впервые серия получила английское название, сохранив немецкое только в качестве второго, для сохранения преемственности. Впрочем, такое новшество не изменило самого характера издания, который был установлен еще его основателем — известным немецким генетиком Фрицем Веттштейном.

Ежегодник состоит из обзорных статей, посвященных разным разделам ботаники и сопровождающихся списками цитируемых источников. Обзоры эти имеют довольно дробную рубрикацию. Так, в рецензируемом томе материалы по физиологии растений разделены на восемь частей: 1) клеточная физиология, физиология мейоза; 2) фотосинтез, метаболизм углерода; 3) метаболизм углеводов и органических кислот; 4) метаболизм неорганических соединений азота; 5) вторичные растительные вещества, биосинтез флавоноидов и его регуляция; 6) рост; 7) физиология развития; 8) физиология движения. В свою очередь часть, посвященная росту, содержит шесть рубрик: 1) ауксины; 2) гибберелины; 3) цитокинины; 4) абсцизовая кислота и ксантоксин; 5) другие ингибиторы; 6) этилен. Рубрика «ауксины» имеет еще четыре подрубрики, «гиббереллины» — три и т. д.

Не в каждом томе представлены все ботанические дисциплины. В рецензируемом томе, например, даны обзоры работ по систематике грибов, лишайников, мхов и папоротникообразных, но в нем отсутствуют материалы по систематике водорослей, голосеменных и покрытосеменных растений. Это объясняется случайными обстоятельствами, прежде всего тем, что определенные авторы не успели приготовить обзоры в установленный срок.

При работе с ежегодником надо иметь в виду своеобразие принятой классификационной схемы. Так, раздел «Геоботаника» делится в томе 36-м на следующие подразделы: 1) учение об ареалах и флорах (флористическая геоботаника); 2) история флоры и растительности в четвертичный период; 3) учение о растительности (социологическая геоботаника); 4) учение о местообитаниях (экологическая геоботаника).

В библиографических списках из соображения экономии опускаются заглавия статей.

Советская литература учитывается достаточно тщательно.

В целом рецензируемый том, как и все предшествующие, имеет большое научное значение. Пользуясь ежегодниками, можно быстро и эффективно ознакомиться с самыми важными новыми событиями в интересующем разделе ботаники и найти соответствующую библиографическую информацию.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 2 VI 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.1

D. Hess. Plant Physiology. Molecular, biochemical and physiological fundamentals of metabolism and development. Berlin, Springer—Verlag, 1975 : I—XV, 1—333. (Springer Study Edition). DM 36.30. (Д. Хесс. Физиология растений. Молекулярные, биохимические и физиологические основы метаболизма и развития)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

В 1973 г. вышел в свет на немецком языке компактный курс физиологии растений для начинающих, написанный профессором университета в Штутгарте Дитером Хессом. В 1975 г. этот учебник издан в английском переводе. Он представляет большой интерес и для советских ботаников своей новизной и оригинальностью построения.

Ведущая мысль автора — рассмотрение всех вопросов физиологии растений с позиций молекулярной биологии. Естественно поэтому, что книга открывается главой, рассказывающей о роли нуклеиновых кислот в формировании признаков растений.

Далее идут девять глав, посвященных различным аспектам метаболизма у растений, а именно фотосинтезу, углеводам, биологическому окислению, жирам, терпеноидам, фенолам, аминокислотам, алкалоидам, порфиринам. Обращает на себя внимание то необычно большое место, которое занимают в книге «вторичные» растительные вещества. Это объясняется как их значением в жизни растений, так и тем практическим интересом, который они представляют для человека.

Вторая половина книги, почти равная по объему первой, отведена проблемам развития растений. Такое внимание, уделяемое этому разделу физиологии растений, также является особенностью учебника Хесса. Девять глав этой части посвящены следующим вопросам: делению клеток, дифференциальной генной активности как принципу дифференциации, регуляции развития, полярности и неравному клеточному делению как основам дифференциации, растяжению клеток, образованию семян и плодов, прорастанию семян, васкулярной системе, цветению.

Книга, как сказано выше, рассчитана на начинающих студентов, но уже прослушавших общий курс ботаники и вводный курс биохимии. Она снабжена небольшим списком рекомендуемой литературы (с. 313—318), списком источников заимствованных иллюстраций и обязательным для зарубежных учебников предметным указателем. Жаль, что у нас, несмотря на неоднократные решения по этому вопросу, продолжают издаваться научные книги и учебники, лишенные вспомогательных указателей!

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 VI 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31(47+57)006.3 : 51 : 58.08 : 581.524.4

ЧЕТВЕРТОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ» (УФА, 7—9 ФЕВРАЛЯ 1974)

T. V. POPOVA. THE IV ALL-UNION CONFERENCE «THE USAGE OF QUANTITATIVE METHODS IN THE STUDYING OF VEGETATION STRUCTURE». (FEBRUARY, 7—9, 1974, UFA)

В 1974 году в г. Уфе проходило Совещание «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». В нем участвовало 105 человек, было обсуждено 75 докладов, представляющих основные направления количественных исследований советских фитоценологов и монгольских геоботаников, работающих по программе Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

На пленарном заседании было заслушано 4 доклада. **Т. Э.-А. Фрей** (Тарту) в докладе «Итоги и перспективы количественного подхода в фитоценологии» дал полный анализ использования количественных методов в геоботанике в нашей стране и за рубежом. Докладчик отметил, что, несмотря на высокий научный уровень работ и наличие квалифицированных сводок по методам, основные проблемы количественной фитоценологии остаются все еще не решенными. По мнению Фрея, это объясняется попытками исследователей характеризовать структуру растительных сообществ при помощи самой структуры, в то время как перспективнее изучать функциональные зависимости структуры. В докладе **Б. М. Миркина** (Уфа) была дана характеристика основных разделов количественных исследований, которые ведутся в лабораториях геоботаники Института биологии Башкирского филиала АН СССР (БФАН) и Башкирского университета, и подведены итоги работы коллектива за 10 лет. **Б. И. Семкин** (Владивосток), анализируя взаимосвязь современной математики и биоценологии, отметил перспективность использования в биоценологии аксиоматического подхода к введению мер сходства, различия и разнообразия. **Г. С. Розенберг** (Уфа) в докладе «Принципы оптимальности при оценке среды по растительности» обсудил вопросы зависимости эффективности распознавания от числа признаков растительности.

Большинство докладов было разбито на 9 групп и доложено референтами.

В. И. Василевич (Ленинград) реферировал доклады по теме «Анализ топоклинов». Он отметил, что основная часть докладов подготовлена сотрудниками лаборатории геоботаники Института биологии БФАН СССР и Института биологии АН Монгольской Народной Республики (Б. М. Миркиным, Р. Ш. Кашаповым, В. С. Мухаметшиной, Р. Н. Фахретдиновым, Н. Манибазаром, Д. Цого, Ц. Даважамцем, Б. Дашнямом и др.).

Референт подверг критике все выполненные работы, начиная с самого термина «топоклин» и кончая полученными результатами. Методика исследований была признана им непродуманной и математически некорректной. Отмечались отсутствие на профилях учета эдафических факторов, недостаточный учет имеющихся систем районирования и нежелательность использования таких приемов, как выравнивание линий регрессий с последующей оценкой ее критерием η^2. По докладу Василевича развернулась острая дискуссия, в которой приняли участие Кашапов, Миркин, Розенберг и Фрей. Подводя итоги дискуссии, Фрей подчеркнул оригинальность постановки вопроса о топоклинах, отсутствие в практике геоботанических исследований работ, выполненных на столь больших географических совокупностях. Он отметил, что поиск в этом направлении перспективен и со временем даст ключ к количественному изучению явлений зональности.

Доклады, посвященные «Анализу экоклинов и геоботанической индикации», реферировал **Б. М. Миркин**. По его мнению, характерным для всех работ является установление слабой связи распределения видов с факторами среды, что свидетельствует о работе исследователей с репрезентативными выборками. Для оценки связи растительности с факторами среды авторы докладов использовали самые различные показатели: расстояние в эвклидовом пространстве (М. С. Боч, В. И. Василевич, Ленинград), коэффициент ТКД (С. А. Максимович, Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Уфа), корреляционное отношение и линии регрессии (Л. А. Кирикова, Ленинград), коэффициенты корреляции, регрессии и индикации (Л. С. Балашов, Т. Л. Андриенко, Киев) и др. Отмечена интересная работа Л. Н. Алексеенко (Ленинград) «Опыт статистического анализа содержания воды в листьях луговых

растений», в которой статистически обосновывается наличие трех экологических групп видов. Критические замечания были сделаны в отношении докладов Л. М. Сапегина (Гомель) о неправильном использовании коэффициента корреляции, Р. Е. Сушиной и Т. Г. Завьяловой (Владимир).

Ю. А. Злобин (Ульяновск) сделал подробный обзор девяти докладов по теме «Анализ межвидовых сопряженностей». Он отметил, что в работах обсуждается широкий круг вопросов: зависимость величины коэффициентов Коула и ТКД от эколого-фитоценотического диапазона выборки и размера учетной площадки (Л. Г. Наумова, А. В. Денисова и др., Уфа), новые способы устранения искажений, которые вносятся различиями во встречаемости видов (Ю. А. Злобин, А. В. Галанин, Калининград), разные подходы для организации матриц межвидовой сопряженности — теория графов и ручной способ (К. М. Порк, Тарту), факторный анализ (Ю. А. Злобин), дисперсионный анализ (Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова), клястерный анализ (Л. И. Тарасевич, Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова), автоматизация процесса построения плеяд сопряженных видов (Н. В. Кобелева, Иркутск). Отмечена интересная работа В. Н. Федорчука (Ленинград) «Методика и результаты изучения сопряженности растений нижних ярусов с осиной и елью в смешанном лесу». В заключение Злобин отметил, что из поля зрения геоботаников выпало изучение причин ассоциирования растений, исследование влияния экологического и фитоценотического факторов на сопряженность видов. В прениях приняли участие Семкин, Василевич, Кобелева, Фрей.

Большую группу докладов «Количественные методы классификации растительности» рассмотрел **С. А. Дыренков** (Ленинград). Он отметил, что для целей классификации авторами докладов использованы кибернетические алгоритмы (А. З. Альтерман, Л. А. Растригин, Г. С. Сабардина, Рига), дискриминантный анализ (С. А. Дыренков, И. Ф. Самусенко), коэффициент сходства Сьёренсена и др. В работах К. Е. Кононова и Т. П. Софронеевой (Якутск), Н. М. Муст и Г. С. Бакировой (Уфа) применен «блок-метод» для построения классификации пойменных лугов и степей р. Лены. и растительности прибрежий стариц пойм рек Башкирии. Группа докладов посвящена изучению влияния редукции числа видов на результаты классификации (В. С. Мухаметшина, Б. М. Миркин, Т. В. Попова, Уфа). В работе И. Н. Григорьева, А. В. Денисовой и Б. М. Миркина сделана попытка обосновать величину «площади опознания» разнотравно-ковыльных степей Башкирского Зауралья, а в работе И. Н. Григорьева, Б. М. Миркина и В. С. Мухаметшиной — возможности нахождения оптимальных границ между типичными и экотонными единицами при делении растительного континуума методом групповых индексов. Однако, по мнению референта, несмотря на то, что «методических работ с каждым годом публикуется все больше, работ, законченных разработкой классификации растительности, — мало. Публикуемые законченные работы сделаны, как правило, не благодаря количественным методам, а вопреки им».

В прениях выступили Василевич, Фрей, Миркин, Семкин. Дискутировался вопрос о понятиях «площадь опознания» и «ценоквант». Выступившие не пришли к единому мнению.

Доклады по теме «Количественный анализ агрофитоценозов» реферировал **Р. Г. Минибаев** (Уфа). Референт отметил, что использование в агрофитоценологии количественных методов является, судя по результатам, изложенным в докладах, перспективным подходом. Интересна с точки зрения практического использования, по его мнению, работа А. П. Расиньша (Рига) «Математически обоснованные шкалы глазомерной оценки проективного покрытия растений и методика быстрого выявления наличия пороговой численности сорняков и других растений». Выступившие в прениях Ю. А. Злобин, А. Ф. Зубков, Г. Г. Кузяхметов отметили необходимость более тщательного изучения межвидовых отношений в агрофитоценозах, влияния экологических факторов на структуру агрофитоценозов.

Доклады по теме «Методы учета биологической продуктивности растительных сообществ» были прореферированы **Г. Б. Гортинским** (Ленинград). Он рассмотрел работы, посвященные изучению продуктивности и структуры лесных фитоценозов (В. И. Алексеев и Л. С. Ермолова, Москва; И. В. Карманова, Москва; Н. Г. Васильев и Б. И. Семкин, Владивосток, В. Г. Семенова, Москва) и методике учета продуктивности травянистых сообществ (Н. Ф. Храмцова, Теберда; Д. Банзрагч и Х. Тусывахин, Улан-Батор). По мнению референта, в представленных на совещании докладах освещен только один аспект изучения биопродуктивности — математические приемы сбора и первичной обработки материала — и не рассмотрены актуальные вопросы применения математических методов исследования причин и факторов, определяющих продуктивность, ботанико-географическую и временну́ю изменчивость структуры, величину продукционного процесса.

Доклады по теме «Анализ динамики растительных сообществ» реферировались **Т. В. Поповой** (Уфа). Она обсудила работы Д. Банзрагча и О. Чогния (Улан-Батор), анализирующих «Влияние пастбищной дигрессии и постпастбищной демутации на проективное покрытие и численность растений», В. А. Зайковой (Петрозаводск) «Количественный анализ динамики растительного покрова лугов Карелии», Н. Н. Лащинского и А. В. Ронгинской (Новосибирск) «Флуктуационные изменения некоторых видов травостоя лесных и луговых фитоценозов южной тайги Нижнего Приангарья», посвященных изучению разногодичной изменчивости луговых фитоценозов. Отмечена перспективность использования при изучении сукцессий дисперсионного анализа.

Е. Л. Любарский (Казань) сделал обзор докладов по теме «Анализ ценопопуляций». Он рассмотрел работы, посвященные изучению пространственной структуры ценопопуляций (В. С. Ипатов, Ленинград; А. А. Уранов, Н. М. Григорьева, Л. Б. За-

угольнова, Н. Ф. Михайлова, О. В. Смирнова, Н. А. Торопова, Москва; Е. Л. Любарский, А. П. Молчанова, А. Н. Астратова, К. В. Краснобаева, В. И. Полуянова, И. К. Ахмитов, Казань), ценопопуляционному анализу некоторых типов сосновых лесов (Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева, Москва). В прениях выступили Ю. А. Злобин, О. В. Смирнова, Н. М. Григорьева, О. А. Воронцова (Москва). Злобин отметил, что в работе Рысина и Казанцевой использована устаревшая классификация ценопопуляций.

Обзор докладов «Прогнозирование поведения экосистем» был сделан **Т. Э.-А. Фреем.** Им были рассмотрены сообщения А. М. Мауриня, И. Я. Лиепы, Г. Е. Поспеловой (Рига) и С. А. Дыренкова (Ленинград). Референт отметил актуальность проблемы, высокий научный уровень работ, ценность полученных результатов.

На заключительном заседании с докладом «Формализация понятия границы и методы ее количественного анализа» выступил **В. И. Василевич.** Для «анализа границ», по мнению Василевича, «надо использовать площадки одного порядка с ценоквантами». При установлении границы между пространственно-гомогенными контурами он рекомендует использовать методику выделения зон низкого и высокого обилия. В случае клинальных контуров можно использовать разницу первого порядка или коэффициенты сходства.

Участники Совещания приняли резолюцию. В ней отмечено, что за годы, прошедшие после III Всесоюзного Совещания по использованию количественных методов при анализе растительности, значительно расширились и углубились аспекты исследований в этом направлении. Умножилось число исследователей, использующих количественные методы, появились новые подходы к изучению растительного покрова на топографическом уровне (анализ топоклинов), разрабатываются автоматизированные методы выделения сопряженных групп объектов на видовом и ценотическом уровнях. Однако иногда математический аппарат используется без должного биологического обоснования, в ряде научных центров отсутствуют контакты с вычислительными центрами. Совещание отметило высокий научный уровень и актуальность исследований по прогнозированию поведения ценозов, проводимых в Латвийском государственном университете, Латвийском научно-исследовательском институте лесохозяйственных проблем, в Ленинградском научно-исследовательском институте лесного хозяйства, а также активную деятельность башкирских геоботаников по пропаганде количественных методов исследования растительности, широту и актуальность их тематики, высокий методический уровень исследований.

Следующее Совещание намечено провести в Ленинграде в 1978 г.

Т. В. Попова.

Институт биологии
Башкирского филиала
Академии наук СССР,
г. Уфа.

Получено 18 III 1974.

ИСПРАВЛЕНИЕ

В статье О. И. Суминой «Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова)» на стр. 1315 и 1318 (Бот. ж., 60, 9) вместо *Deschampsia borealis* следует читать *Puccinellia angustata*.

Vol. LX *№ 11*

November, 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S.S.R.

CONTENTS

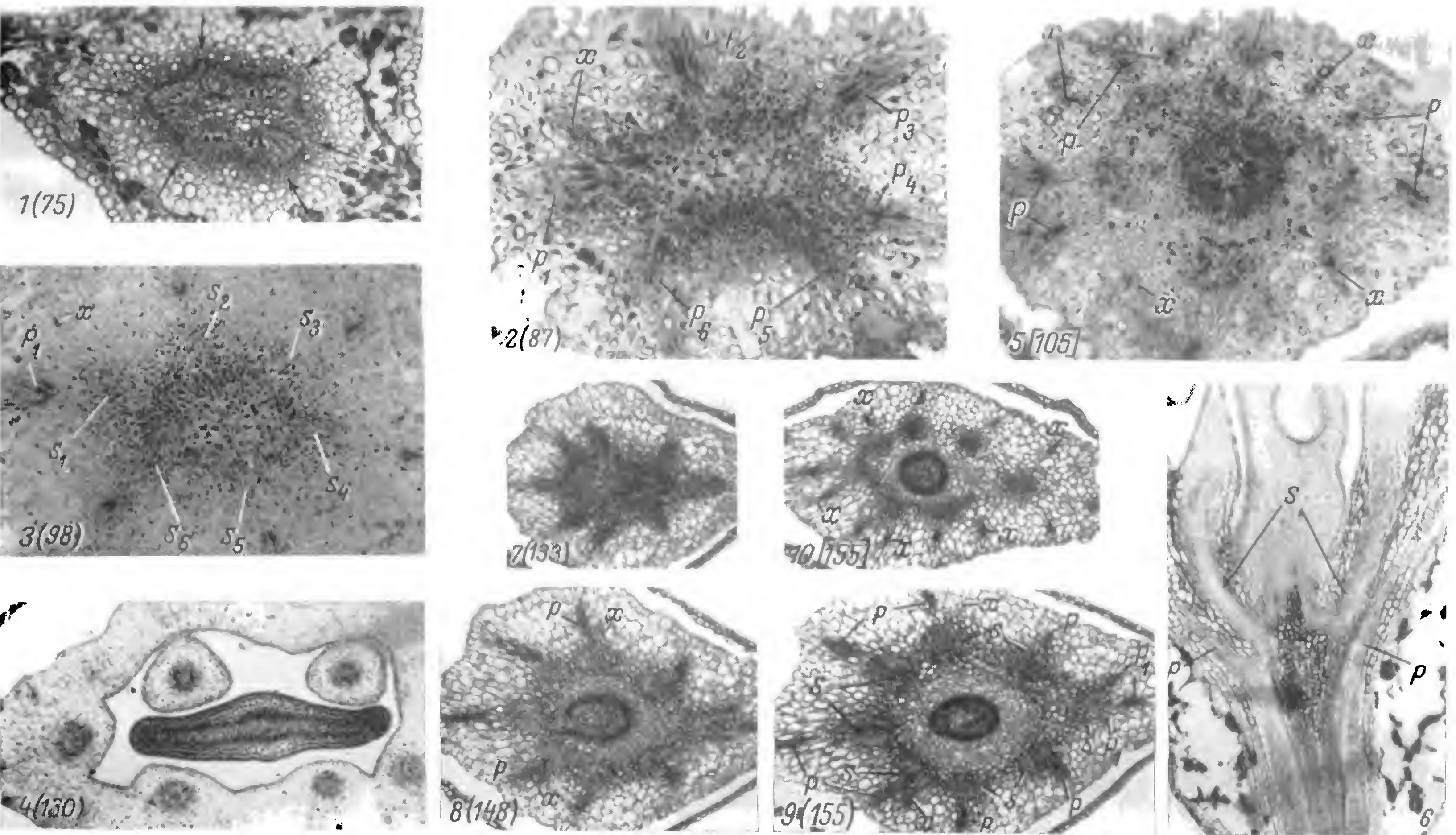


Таблица I

Поперечные (*1—5*) и продольный (*6*) срезы цветков *Ulmus glabra* Huds. и поперечные срезы (*7—10*) цветков *U. laevis* Pall.

Группы пучков (отмечены *стрелками*), соответствующие числу частей околоцветника и тычинок, в верхней части проводящей системы основания цветка (*1*). Отхождение проводящих пучков чашечки (*p*) и тычинок (*s*) *U. glabra* (*2, 3, 6*) и *U. laevis* (*7—9*). Уровень отделения нитей тычинок от цветочной трубки (*4*). *x* — редуцированные пучки абортивного внутреннего круга околоцветника. (*2,5,8—10*). Толщина срезов цветков *U. glabra* 13 мкм, *U. laevis* — 10 мкм. Началом отсчета серий срезов цветков обоих видов является перетяжка, разделяющая цветоножку и основание цветка. (*1, 3, 5* — ×100; *2* — ×120; *4, 6—10* — ×50).

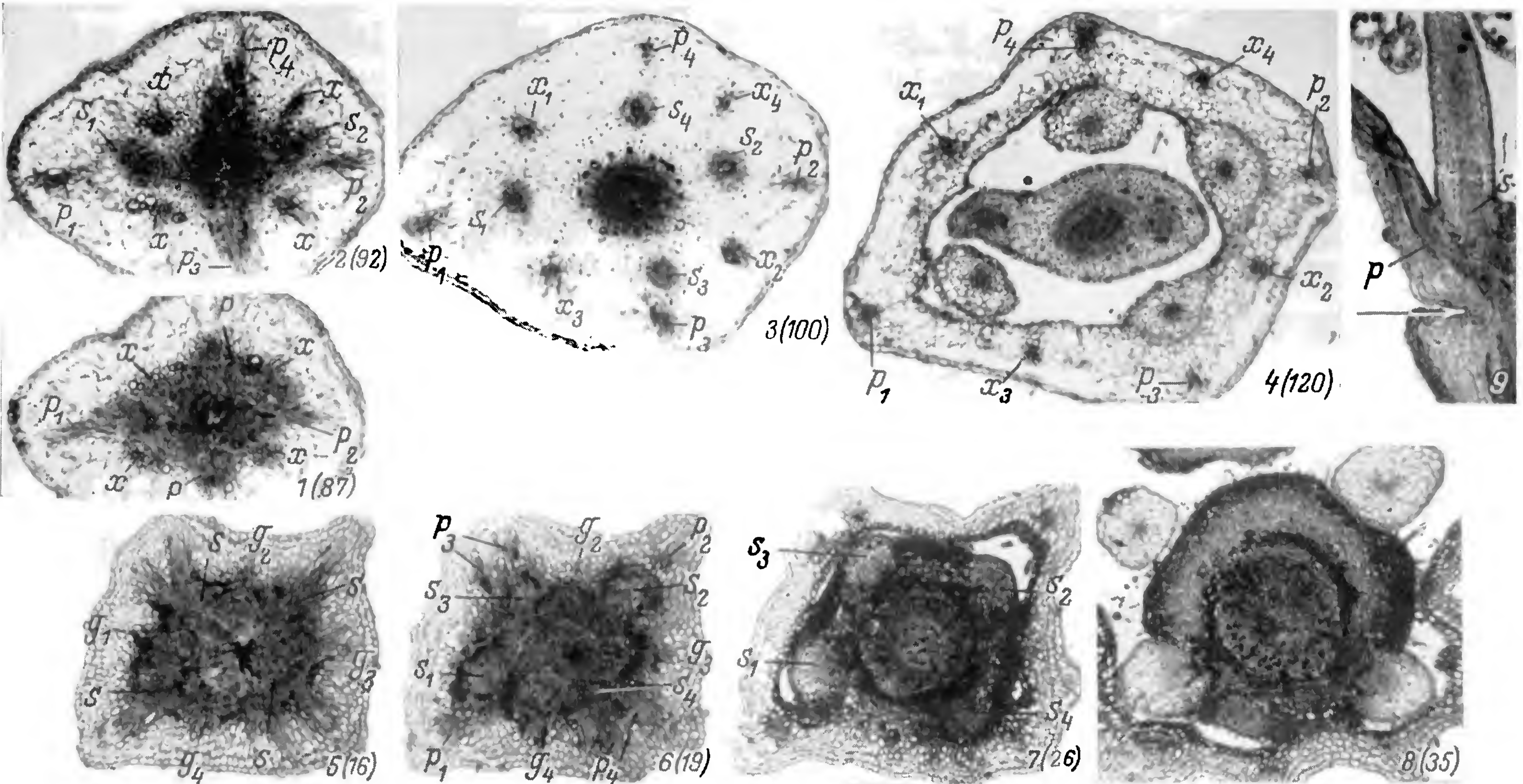


Таблица II

Серия поперечных срезов (*1—4*) цветков *Hemiptelea davidii* (Hance) Planch.; поперечные (*5—8*) и продольный (*9*) срезы цветков *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch, показывающие наличие круга проводящих пучков абортивного венчика в цветках *H. davidii* (*1—4*, $x_1—x_4$) и круга редуцированных пучков абортивного венчика в цветках *Z. carpinifolia* (*5—6*, $g_1—g_4$); отхождение проводящих пучков околоцветника ($p_1—p_4$) и тычинок ($s_1—s_4$) от проводящей системы оси цветка. Нити тычинок *Z. carpinifolia* у основания соединены с завязью (*8*).

Толщина срезов цветков *H. davidii* 13 мкм, *Z. carpinifolia* — 10 мкм. Началом отсчета серии поперечных срезов является перетяжка, разделяющая цветоножку и основание цветка (*H. davidii*), или начало отмечено *стрелкой* (*Z. carpinifolia*, *9*). (*1—9* — ×50).

К стр. 1570

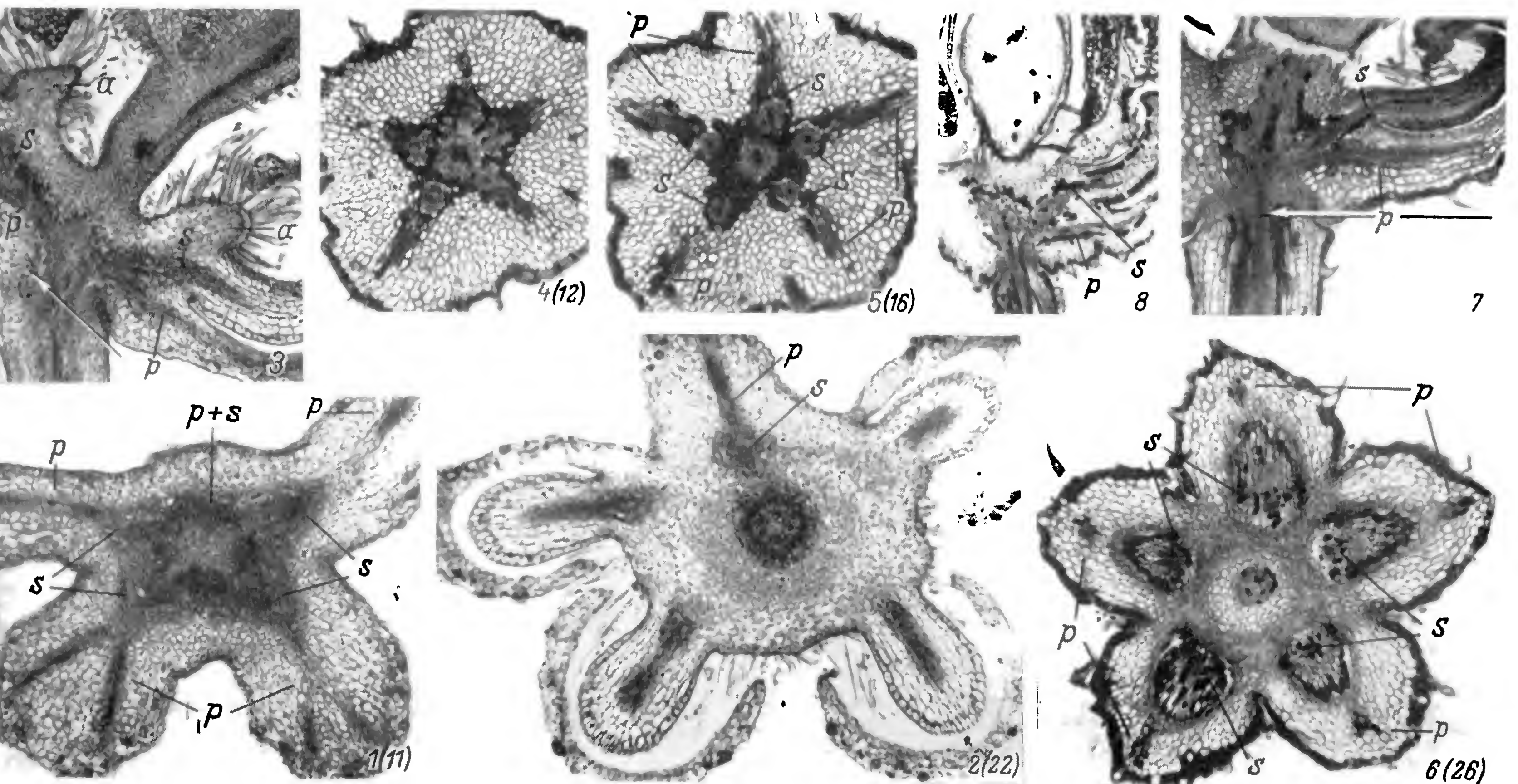
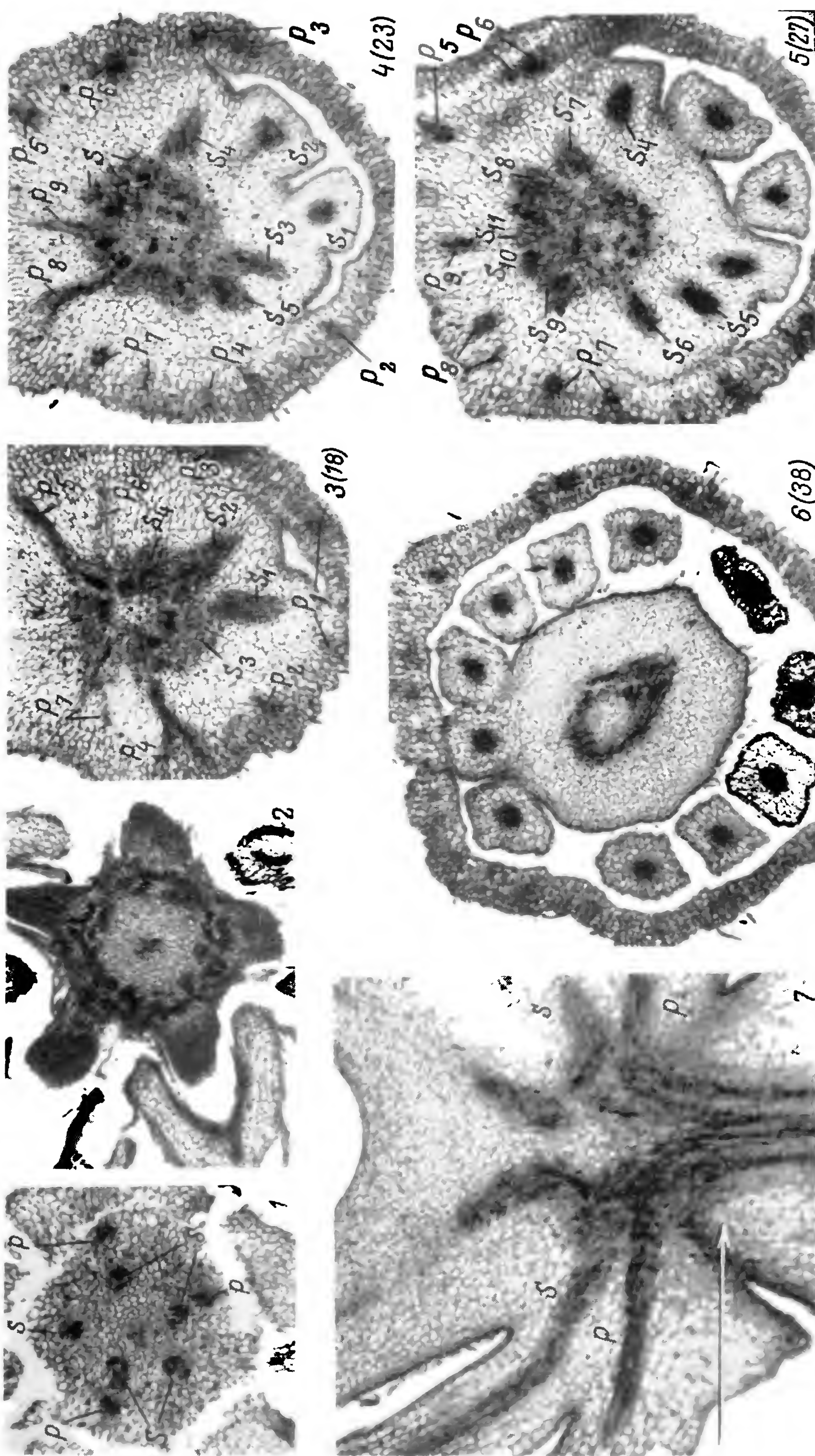


Таблица III

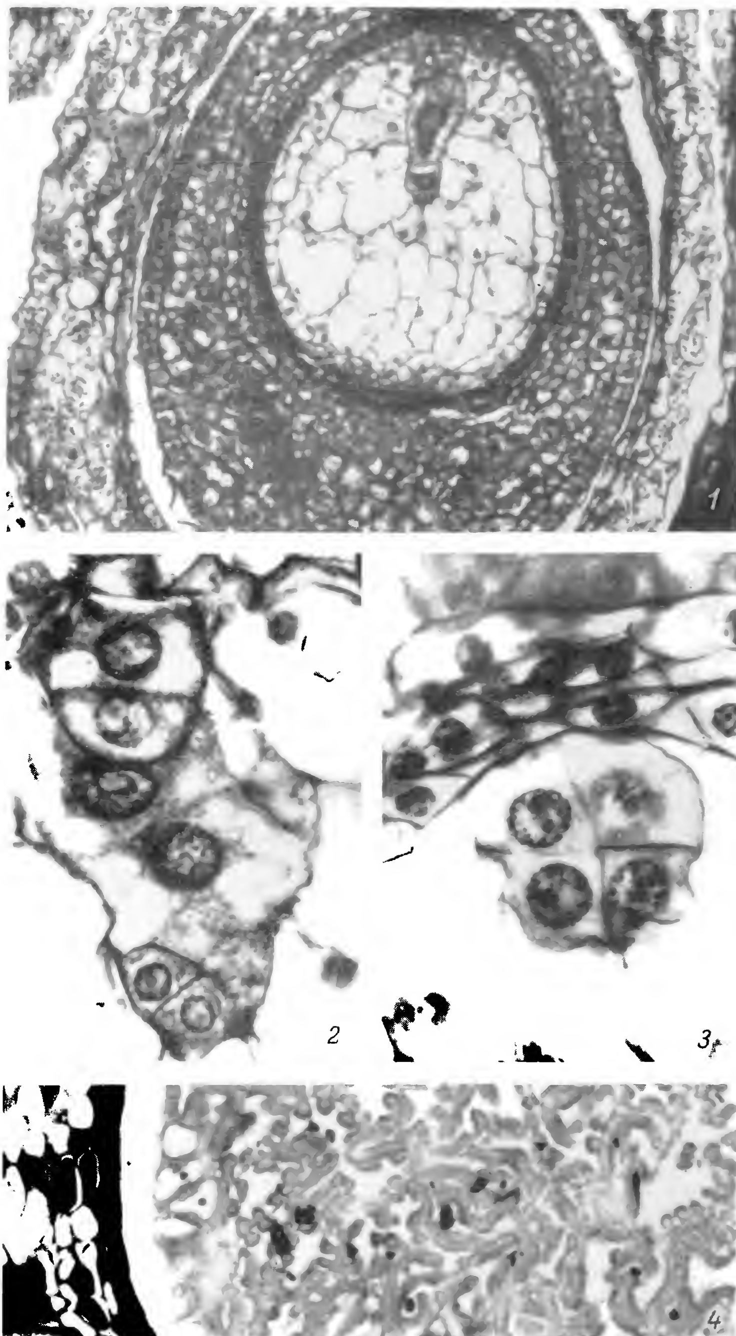
Поперечные (*1—2*) и продольный (*3*) срезы цветков *Celtis caucasica* Willd.; поперечные (*4—6*) и продольный (*7*) срезы цветков *Trema orientalis* (L.) Blume, продольный срез (*8*) цветка *T. lamarckiana* (Roem. et Schult.) Blume, показывающие отхождение проводящих пучков околоцветника (*p*) и тычинок (*s*) от системы пучков оси цветка (*1—5*, *7*, *8*), расположение тычинок (*2*, *6*); *a* — ткань диска.

Толщина срезов 13 мкм. Начало отсчета серий поперечных срезов отмечено стрелками (*3*, *7*). (*1—7* — ×50; *8* — ×30).

К стр. 1571



К ст. Э. С. Терёхина и др. стр. 1609



Некоторые стадии развития семени, зародыша и эндосперма *Cynomorium songaricum* Rupr.

1 — строение семяпочки после оплодотворения, *2* — 1-е деление в зиготе и эндосперме, *3* — срез через зародыш на стадии октантов, *4* — эндосперм в зрелом семени.

К ст. К. Я. Биль, Л. А. Опариной стр. 1615

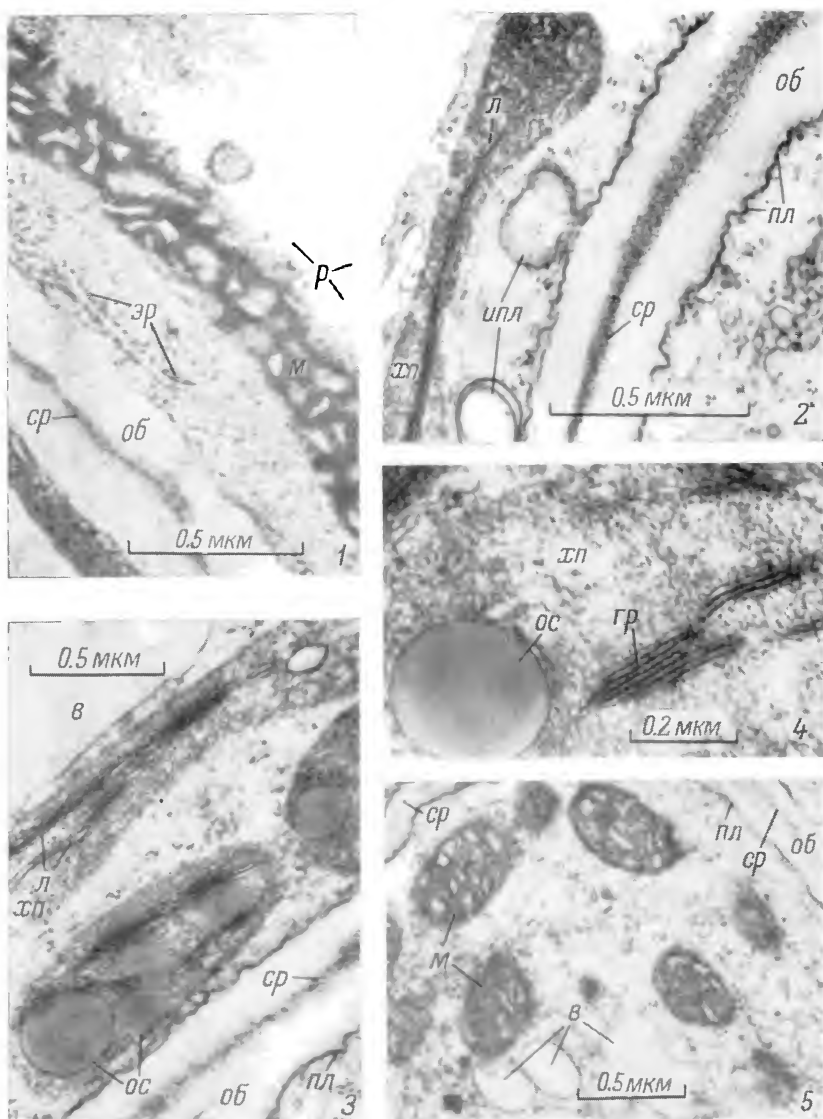


Таблица I

Ультраструктура фототетеротрофной ткани руты.

1 — митохондрии в бесцветных клетках нижних слоев каллусов; *2—4* — пластиды; *5* — митохондрии в зеленых клетках верхних слоев. *об* — оболочки клеток; *ср* — срединная пластинка; *эр* — эндоплазматический ретикулум; *м* — митохондрии; *р* — рибосомы; *пл* — плазмалемма; *ипл* — инвагинации плазмалеммы; *хп* — хлоропласты; *ос* — осмиофильные глобулы; *л* — ламеллы; *гр* — граны; *в* — вакуоли.

К стр. 1615

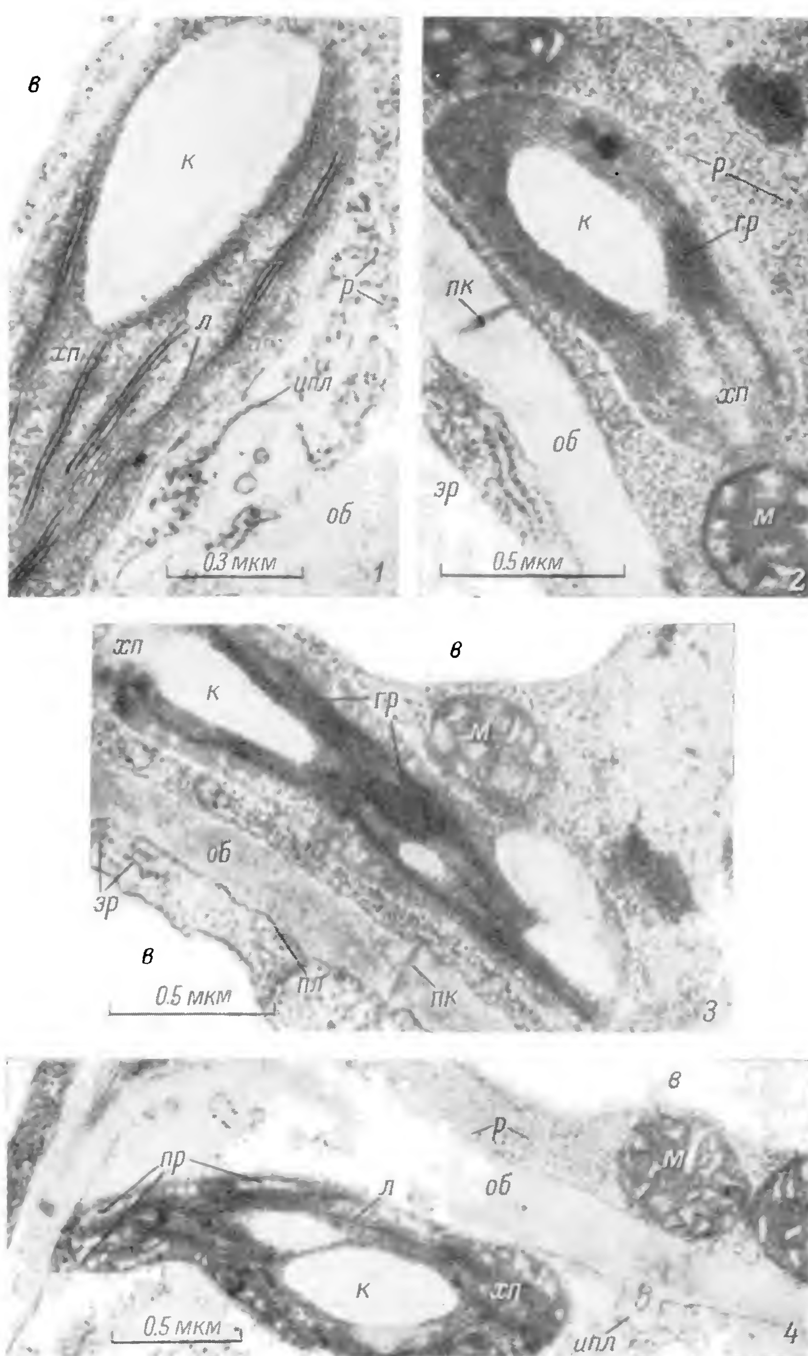


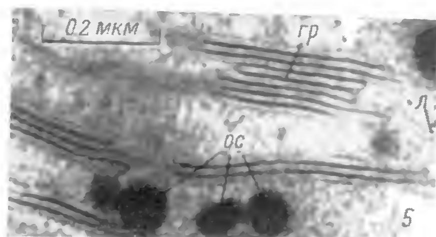
Таблица II

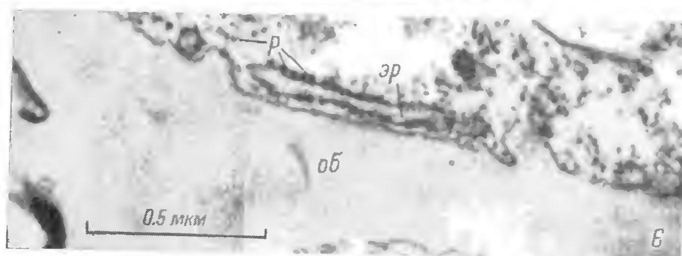
Ультраструктура клеток автотрофной ткани руты.

1—5 — хлоропласты; *6* — шероховатый эндоплазматический ретикулум в поверхностных зеленых клетках каллусов; *7* — плазмодесмы, выходящие из фотосинтезирующих клеток в межклетное пространство (мк); *8* — межклетные пространства; *пр* — периферический ретикулум; *то* — тела овальной формы; *пк* — плазмодесменные каналы; *к* — крахмал.

(См. продолжение)

К стр. 1615







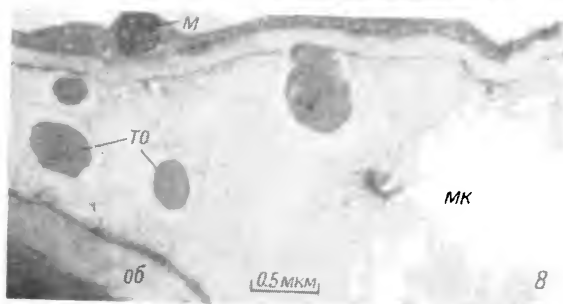


Таблица **II** (*продолжение*)

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 6/VIII 1975 г. Подписано к печати 20/X 1975 г. Формат бумаги 70×108[1]/16.
Печ. л. 8 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 11.90 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13.73. Тип. зак. 539.
М-56181. Тираж 2629.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056